

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

ПОРЯДКИ
ТАФРИНОВЫЕ, ПРОТОМИЦИЕВЫЕ
ЭКЗОБАЗИДИЕВЫЕ,
МИКРОСТРОМАЦИЕВЫЕ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БОТАНИКИ
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
CONSILIUM SCIENTIFICUM
AD PROBLEMATATA BOTANICA DESTINATUM
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

DEFINITORIUM FUNGORUM ROSSIAE

I. V. KARATYGIN

Ordines

**TAPHRINALES, PROTOMYCETALES, EXOBASIDIALES,
MICROSTROMATIALES**

**Redactor responsabilis
V. A. MELNIK**



PETROPOLI

«NAUKA»

MMII

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ

И. В. КАРАТЫГИН

Порядки
**ТАФРИНОВЫЕ, ПРОТОМИЦИЕВЫЕ, ЭКЗОБАЗИДИЕВЫЕ,
МИКРОСТРОМАЦИЕВЫЕ**

Ответственный редактор
В. А. МЕЛЬНИК



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

«НАУКА»

2002

УДК 582.285 (083.7)(4757)

ББК 28.591

К21

Каратыгин И. В. Порядки Taphrinales, Protomycetales, Exobasidiales, Microstromatales. — СПб.: Наука, 2002. — 135 с. — (Определитель грибов России).

ISBN 5-02-026184-X

Выпуск включает более 100 видов и 12 родов из 4 порядков паразитных грибов. Рассмотрены виды, встречающиеся на территории России и на территории бывшего СССР, а также виды, нахождение которых в России представляется вероятным. Приведены определительные таблицы для идентификации родов и видов, их диагнозы, сведения о географическом распространении, специализации, особенностях циклов развития и т. д. Виды, рассматриваемые в Определителе, включают группу грибов, известную работникам садоводства и лесного хозяйства в качестве вредоносных возбудителей болезней ряда культивируемых плодовых и дикорастущих лесных растений. Правильная идентификация этих видов имеет большое практическое значение. Книга снабжена словарем терминов, списком растений-хозяев, указателем латинских названий таксонов грибов.

Библиогр. 354 назв. Ил. 12 рис. + 24 табл.-рис.

Рецензенты:

М. М. ЛЕВИТИН, К. А. ПЫСТИНА

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований
(проект № 02-04-62048)*



© И. В. Каратыгин, 2002

© Российская академия наук и издательство «Наука», серия «Определитель грибов России» (разработка, составление, оформление), 1986 (год основания), 2002

ТП-2003-1- № 92

ISBN 5-02-026184-X

ПРЕДИСЛОВИЕ

Включенных в настоящий выпуск Определителя грибов России представителей 4 порядков: *Taphrinales*, *Protomycetales*, *Exobasidiales* и *Microstromatales* — объединяет несколько важных черт. Во-первых, все они являются паразитами высших растений, главным образом широколиственных деревьев и кустарников. Во-вторых, вегетативное развитие этих грибов характеризуется диморфизмом: в паразитической фазе в тканях растений образуется мицелий, тогда как в сапротрофной фазе *in vivo*, как и в культуральных условиях, грибам свойственна дрожжевидная форма роста. Дикариотическое состояние мицелия тафриновых является одним из веских аргументов, свидетельствующих о возможных филогенетических связях с базидиальными грибами. Симптомы болезней, вызываемых тафриновыми, экзобазидиевыми и протомициевыми грибами, также сходны. Они выражаются в гипертрофии тканей растений, образовании галлов и ведьминых метел, тератологии плодов, а также пятнистостей на листьях и стеблях.

Отмечаемое выше сходство этих грибов обычно трактуется как результат конвергентной эволюции, в связи с чем рассматриваемые группы принадлежат к разным филогенетическим линиям в эволюции грибов. В частности, традиционно виды порядков *Taphrinales* и *Protomycetales* располагаются в составе аскомицетов, тогда как виды порядка *Exobasidiales* и *Microstromatales* — в составе базидиомицетов. Вместе с тем положение этих групп грибов в системе все еще остается предметом дискуссий. В частности, по ряду ультраструктурных признаков (двухслойная клеточная стенка, характер почкования аскоспор) порядок *Taphrinales* обнаруживает родство с красными базидиальными дрожжами, а также с порядками *Exobasidiales* и *Ustilaginales*, в связи с чем все эти группы включались в состав класса *Endomycetes* (Arx, 1981) или отдела *Ustomycota* (Moore, 1982, 1996). В системе *Basidiomycota*, принятой в 8-м издании словаря Эйнсворса и Бисби (Hawksworth et al., 1995), порядки *Exobasidiales* и *Ustilaginales* включены в состав класса *Ustomycetes*. В современных разработках системы гетеробазидиальных грибов (Oberwinkler, Bauer, 1989; Bauer, Oberwinkler, 1997; Bauer et al., 1997, 1998; Begerow et al., 1997; Bauer et al., 1998; Oberwinkler, 1999), основанных на секвенировании молекул и данных ультраструктуры, также подчеркивается генетическая связь порядка *Exobasidiales* с порядками *Ustilaginales* и *Tilletiales*. В системе грибов, принятой в 9-м издании словаря Эйнсворса и Бисби (Kirk et al., 2001) порядки *Exobasidiales* и *Ustilaginales* включены в состав класса *Ustilagino-*

mycetes. Концепция вида рода *Exobasidium*, основанная на гомоталлизме видов этого рода и разработанная И. Наннфельдом (Nannfeldt, 1981), во многом близка аналогичной концепции вида рода *Anthracoidea*, ранее разработанной им же (Nannfeldt, 1979), и разделяемой нами в предшествующих выпусках Определителя головневых грибов (Каратыгин, Азбукина, 1989; Азбукина, Каратыгин, 1995). В этой связи данный выпуск Определителя можно рассматривать как логичное продолжение выпусков, вышедших ранее в серии Определитель грибов СССР (России) и посвященных порядкам *Ustilaginales* и *Tilletiales*. Таким образом, он сохраняет основные научные принципы предыдущих двух выпусков этой серии.

Всего в книге приведены диагнозы, а также таблицы для идентификации 104 видов и 12 родов грибов из 4 порядков, поражающих около 150 видов растений-хозяев.

В микологической литературе порядкам *Taphrinales*, *Exobasidiales*, *Protomycetales* принадлежит заметное место. Этим группам посвящены крупные монографические разработки (Sadebeck, 1884, 1893; Mix, 1949; Sundström, 1964; Sařata, 1974, 1979; Reddy, Kramer, 1975; Nannfeldt, 1981). Перечисленные работы составляют фундамент для любого флористического или таксономического изучения грибов перечисленных групп.

Основоположником изучения тафриновых грибов в России является Н. Н. Сорокин, различавший в этой группе грибов 3 рода: *Taphrina* (развивается кутикулярный мицелий), *Exoascus* (развивается межклеточный мицелий) и *Ascomyces* (какой-либо мицелий отсутствует). Он же описал вид *Ascomyces polysporus* (= *Taphrina polyspora*) на клене (Sorokine, 1876). А. А. Потебня (1915) в монографии «Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных губерний» приводит детальное описание более двадцати видов *Exoascaceae*. А. А. Ячевский (1901, 1913, 1917) большое внимание уделял тафриновым грибам. Фундаментальной работой по головчатым грибам явилась его монография (Ячевский, 1926), которая до последнего времени и оставалась единственным руководством в России по этой группе грибов.

Со времени появления этой работы прошло более 70 лет. С тех пор изучение этой группы на территории бывшего СССР носило спорадический и явно ограниченный характер, затрагивая лишь биологию и экологию нескольких видов, в основном поражающих плодовые культуры. Флористическое изучение этой группы также ограничивается несколькими работами. Среди них можно отметить работу И. Е. Брежнева (1939), в которой приведены сведения о тафриновых грибах Белгородской области, а также раздел о тафриновых грибах в 12 томе «Флоры споровых растений Казахстана» (Бызова, Васягина, 1981).

Основоположником изучения экзобазидиевых грибов в нашей стране является М. С. Воронин, внесший своей классической работой по биологии и онтогенезу *Exobasidium vaccinii* (Woronin, 1867) выдающийся вклад в изучение биологии и систематики грибов этой группы. Н. Н. Воронихин (1920, 1927; Woronichin, 1926) описал ряд видов экзобазидиевых с территории Кавказа, принятых ныне в современной систематике этой группы. Однако крупных флористических работ, специально посвященных экзобазидиевым грибам на территории бывшего СССР, не было. Некоторое исключение

в этом отношении составили работы В. Хеладзе (1971, 1975) по экзобазидиевым грибам на декоративных растениях Грузии. Краткая сводка по грибам порядка *Exobasidiales* в СССР принадлежит А. Г. Райтвийру (1967), в которой приведено 8 видов грибов. В последнее время появились отдельные сведения о распространении этой группы грибов по территории России (Каратыгин и др., 1999; Каратыгин, 2000).

Что касается группы протомициевых грибов, то можно сказать, что эти грибы практически выпали из внимания микофлористов. В существующих работах по микофлористике имеются указания лишь на один космополитный гриб *Protomyces macrosporus*. Небольшая группа паразитических грибов порядка *Microstromatales*, филогенетически тесно связанная с экзобазидиевыми, два вида которых распространены на юге территории бывшего СССР, также включены в Определитель, как способствующие более цельному представлению о порядке *Exobasidiales*.

Из приведенного выше следует, что публикация выпуска Определителя по указанным группам паразитических грибов представляется весьма своевременной.

Таксономические группы, включенные в Определитель, относятся к слабо изученным. В этой связи успешное определение видов возможно только в том единственном случае, если в Определителе будут учтены диагнозы и так называемых провизорных видов, то есть видов, распространение и обнаружение которых на территории России представляется весьма вероятным. По этой причине провизорные виды также включены нами в таблицы для определения и основной текст (номера таких видов при диагнозах заключены в скобки). При этом основным критерием для принятия описанных в литературе видов в качестве провизорных служила широкая распространенность их растений-хозяев на территории России.

Рассматриваемые таксономические группы грибов имеют определенное практическое значение. Среди них имеются возбудители весьма вредоносных заболеваний плодовых деревьев (*Taphrina pruni*, *T. deformans*, *T. wiesneri*, *T. insititiae* и др.), а также лесных пород (*T. betulina*, *T. caerulescens*, *T. carneae* и др.). Степень вредоносности других видов менее значительна или еще не изучена.

Материалом для составления настоящего определителя послужили прежде всего исследования гербарных образцов из важнейших гербариев страны (LE, VLA, LECB). Были использованы также собственные сборы автора из различных мест России и бывшего СССР. В тех случаях, когда была необходимость привлечения видов малоизученных, провизорных, мы обращались также к имеющимся мировым сводкам по соответствующим группам грибов (Büren, 1922; Mix, 1949; Sałata, 1974, 1979; Reddy, Kramer, 1975; Nannfeldt, 1981). Таблицы в Определителе позволяют идентифицировать виды и роды грибов с использованием как макроскопических признаков (симптомов пораженных растений), так и микроскопических, с привлечением световой микроскопии.

Иллюстрации, приведенные в Определителе и призванные облегчить идентификацию видов, в большинстве случаев оригинальны. Некоторые из них (внешний вид поражения) сделаны с помощью сканирования образцов грибов из гербария LE.

Латинские названия растений-хозяев приведены по книге С. К. Черепанова (1995). Сокращения фамилий авторов таксонов грибов приведены по Кирку и Энселлу (Kirk, Ansell, 1992). Административно-территориальное деление России и сопредельных стран приводится по данным, имеющимся на момент сдачи рукописи в набор.

Отдел ASCOMYCOTA

Подотдел **TAPHRINOMYCOTINA** O. E. Erikss. et Winka

Myconet 1, 1 : 11. 1997; *Taphrinomycotina* Cavalier-Smith, 1998.

Таксон с 4 классами: Neoelectomycetes, Pneumocystidomycetes, Schizosaccharomycetes и Taphrinomycetes (Eriksson, Winka, 1997, 1998; Eriksson, 1999). Эти классы образуют хороший кластер при обычном кладистическом анализе, но значительно отличаются между собой по рибосомным генам. Подотдел Taphrinomycotina, очевидно, парафилетический таксон, что подтверждается недавними молекулярно-генетическими исследованиями (Tehler et al., 2000; Eriksson, 2001). В последнем 9-м издании словаря Эйнсворса и Бисби (Kirk et al., 2001) в системе грибов классификация отдела Ascomycota на подотделы не принимается, но класс Taphrinomycetes сохраняется в объеме, совпадающем с классификацией, используемой в журнале «Myconet».

Класс **TAPHRINOMYCETES** O. E. Erikss. et Winka

Myconet 1, 1 : 11. 1997. $\simeq$ *Archiascomycetes* Nishida et Sugiyama, 1994.

Включает порядки Taphrinales и Protomycetales (Eriksson, Winka, 1997). Позднее Эрикссон (Eriksson, 1999) включил протомициевые в ранге семейства в состав Taphrinales. В системе Ascomycota, принятой в 9-м издании словаря Эйнсворса и Бисби (Kirk et al., 2001), в класс Taphrinomycetes включен единственный порядок Taphrinales с двумя семействами Taphrinaceae и Protomycetaceae.

Порядок **TAPHRINALES** Gäum. et Dodge

Comparative Morphology of Fungi : 159. 1928 — **ТАФРИНОВЫЕ**.

Паразиты высших растений. Аскомы отсутствуют. *Мицелий* дикариотический, межклеточный, клеточная стенка двухслойная; мицелий образу-

ет субкутикулярный или субэпидермальный слой, трансформирующийся в двухъядерные, аскогенные клетки, позднее непосредственно преобразующиеся в сумки; сумки терминальные, часто располагающиеся на базальных клетках и формирующие в итоге более или менее упорядоченный слой на поверхности пораженных органов растений-хозяев; сумки бесцветные, короткие, гладкие, цилиндрические или булавовидные, в которых в результате мейоза образуется 4 или (чаще) 8 аскоспор, нередко почкующихся непосредственно в сумках или вскоре после высвобождения из сумок; аскоспоры бесцветные, несептированные шаровидные или эллипсоидальные. На питательных средах образуются бластоспоры, почкующиеся способом, во многом сходным с таковым базидиомицетных (красных) дрожжей, в результате чего формируются дрожжеподобные розоватые колонии.

Лит.: Sadebeck, 1893; Ячевский, 1926; Bataille, 1935 (1936); Mix, 1949, 1954; Salata, 1974.

Симптомы заболеваний. Тафриновые грибы вызывают весьма разнообразные симптомы поражения, которые служат немаловажным диагностическим признаком. Наиболее часто встречаются разнообразные пятнистости на листьях и стеблях растений. Пятнистости образуются в результате локального воздействия субкутикулярного мицелия на клетки и ткани растения и являются следствием некрозов в местах множественных инфекций. Иногда некротические процессы одновременно сопровождаются гипертрофией клеток. В этом случае пятна приобретают вид припухлостей с верхней стороны и с углублениями на противоположной (нижней) стороне листьев, покрытой гимением. Кроме того, тафриновые грибы могут вызывать и более глубокие морфогенетические нарушения у инфицированных растений, так называемые «ведьмины метлы». Процесс формирования «ведьминых метел» связан с нарушением грибами апикальной доминантности основного побега растения, что приводит к стимуляции роста пазушных почек боковых побегов. Наиболее типичными примерами в этом отношении являются *Taphrina betulina* и *T. betulicola* на березе; *T. epiphylla* на ольхе; *T. insititiae* и *T. wiesneri* на сливе; *T. carpini* на грабе, и т. д. В некоторых случаях тафриновые грибы приводят также к глубокой деформации плодов, вызывая образование так называемых «кармашков», как это имеет место, например, у *Taphrina pruni* и *T. padi*.

Возникновение деформаций у зараженных растений связано со способностью тафриновых грибов выделять вещества с гормональной активностью, а также вещества, вызывающие усиление синтеза фитогормонов самими растениями-хозяевами. Тафриновые грибы выделяют такие фитогормоны, как β -индолилуксусная кислота и вещества типа цитокининов. По мнению японских исследователей (Matsuyama, Misawa, 1963, 1965), биологически активное вещество, выделяемое тафриновыми грибами, значительно отличается от ИУК, в связи с чем предложено называть его тафринином. В результате действия фитогормонов в тканях пораженных органов увеличивается активность деления клеток, тормозятся процессы клеточной дифференциации и стимулируется гипертрофия клеток, вследствие чего и возникают деформации зараженных органов (Sommer, 1961; Johnston, Trione, 1974; Kern, Naef-Roth, 1975; Дракина, Кефели, 1967; Yamada et al., 1990, и др.).

Мицелий. Мицелий тафриновых либо многолетний, системный, зимующий в стеблях, почках, трещинах коры или в паренхиме побегов (*Taphrina johansonii*, *T. epiphylla*, *T. wiesneri*, *T. betulina*, *T. betulicola*, *T. acericola* и др.), либо однолетний, разрастающийся в тканях весной после инфекции зимовавшими спорами (*T. sadebeckii*, *T. betulae*, *T. acerina*, *T. polyspora*, *T. ulmi* и др.). Подобное разграничение мицелия долгое время служило основанием для подразделения тафриновых грибов на два самостоятельных рода: *Exoascus* и *Taphrina* s. str. (например, Sadebeck, 1893; Ячевский, 1926; Bataille, 1935 (1936), и др.). Локальный, мицелий развивается в течение одного года. У некоторых (но не всех) видов формируются хорошо развитые гаустории. Оболочки клеток мицелия имеют двухслойное строение. Мицелий тафриновых дикариотический, что является уникальным для сумчатых грибов. Дикариотическое состояние мицелия является одним из аргументов, свидетельствующих о возможных филогенетических связях тафриновых с базидиальными грибами. Двухъядерность клеток внутритканевого мицелия была выявлена у всех изученных видов (Ikeno, 1903; Wieben, 1937; Fitzpatrick, 1934; Mix, 1935; Kramer, 1960). Дикариофаза может возникать путем деления одного гаплоидного ядра одной аскоспоры или после конъюгации двух аскоспор (Chiplonkar, 1969). В естественных условиях дикариотический мицелий формируется при инфекции растения аскоспорами (или бластоспорами) и в дальнейшем поддерживается конъюгированными делениями ядер.

Сумчатый слой. Сумчатый слой, или гимений, образован тесно расположенными рядами сумок и располагается на поверхности пораженных органов, часто на нижней стороне листьев. Гимений имеет вид порошащего мучнистого или восковидного налета. В сумчатом слое тафриновых отсутствуют парафизы, цистиды или другие стерильные элементы. У некоторых видов сплошного слоя из сумок не образуется, и сумки размещаются более или менее изолированными участками по инфицированному органу (например, как у *T. potentillae*). Этот признак служил в свое время основанием для выделения самостоятельного рода *Magnusiella* Sadeb.

Сумки. Сумки формируются непосредственно из клеток субкутикулярного мицелия; в более редких случаях они образуются непосредственно на концах межклеточных гиф. Развитие сумок в тканях осуществляется способом, типичным для прочих групп аскомицетов (Martin, 1925, Kramer, 1960). В молодых сумках (аскогенных клетках) осуществляется кариогамия с образованием диплоидного ядра, что было впервые установлено Икено (Ikeno, 1903) и Данжаром (Dangeard, 1895). Диплоидное ядро сумки позднее претерпевает мейоз с образованием гаплоидных аскоспор (рис. 1). Размеры и форма сумок тафриновых — один из важнейших диагностических признаков, служащих при определении видов. Сформированные сумки выходят на поверхность листа, перфорируя кутикулу путем как механического, так и ферментативного воздействия.

Базальные, или подсумочные, клетки. При развитии сумки субкутикулярный мицелий у многих видов, кроме непосредственно самой сумки, образует также вторую клетку — базальную, или подсумочную, располагающуюся в основании клетки сумки. Базальные клетки образуются после митотического деления диплоидного ядра, при котором одно из ядер

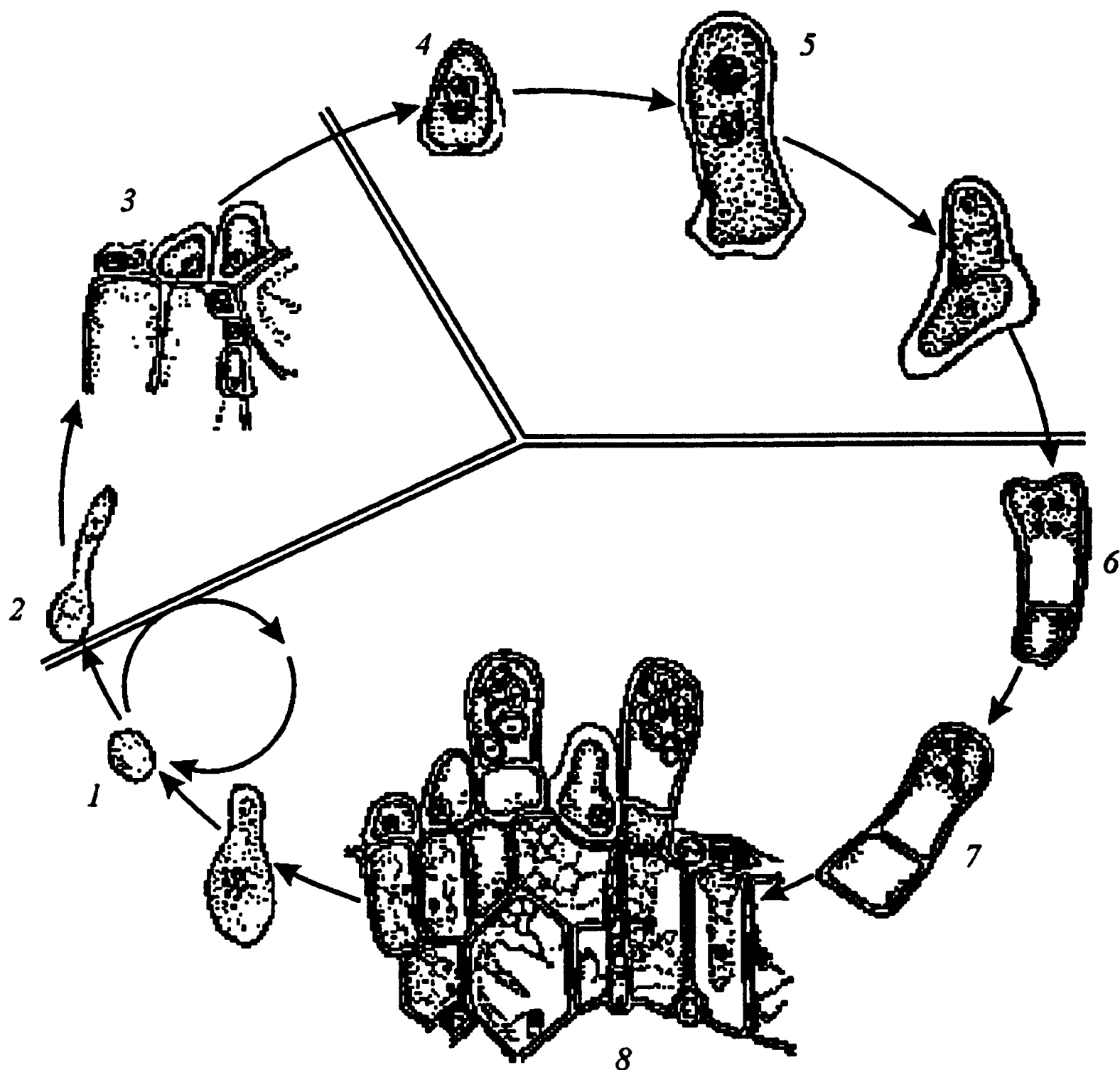


Рис. 1. Цикл развития *Taphrina deformans* (по: Martin, 1934).

1 — аскоспора; 2—3 — прорастающая аскоспора; 4—7 — формирование сумки с гаплоидными аскоспорами в результате кариогамии и мейоза; 8 — сумчатый слой со сформированными сумками и базальными клетками.

остается в базальной клетке и позднее дегенерирует вместе с клеткой. Опустевшая базальная клетка отделяется септой, лишенной пор, от клетки-сумки, в которую переходит другое ядро. Наличие или отсутствие базальных клеток, а также их размеры и форма являются важными таксономическими признаками, служащими для разграничения многих видов *Taphrina*. В то же время у некоторых видов (например, у *Taphrina populina*) во многих образцах в сумчатом слое базальные клетки могут отсутствовать, по-видимому, вследствие раннего лизиса перегородок между ними и сумками, так что этот признак для таких видов не является стабильным и не связан со специализацией гриба.

Аскоспоры. Аскоспоры, или эндоспоры, образуются в результате мейоза диплоидного ядра и последующих митотических делений непосредственно в сумке. Число аскоспор в сумке варьирует у разных видов от 4 и больше. У некоторых видов их число стабильно (обычно 8), у других

оно непостоянно вследствие быстрого почкования аскоспор непосредственно в сумке. Отдельные виды, например *Taphrina bullata*, *T. ulmi*, *T. epiphylla*, в сумках могут содержать как 8, так и 4 аскоспоры. Высвобождение аскоспор осуществляется вследствие разрыва клеточной стенки в верхней части (апексе) сумки. При этом при образовании и высвобождении аскоспор соблюдается определенный суточный ритм. У ряда видов аскоспоры сразу после их образования приступают к почкованию. Аскоспоры сравнительно долго сохраняют всхожесть, перенося высушивание и охлаждение, обладая способностью зимовать в почках растений, растительных остатках и т. д. Таким образом, наряду с зимующим в тканях мицелием аскоспоры служат источником возобновления инфекции весной следующего года.

Бластоспоры. Бластоспоры (иногда именуемые конидиями) образуются в результате почкования аскоспор непосредственно в самой сумке или вне ее. В первом случае вся полость сумки оказывается заполненной бластоспорами. Обычно бластоспоры в своей массе трудно отличимы от аскоспор, но несколько мельче их.

Происхождение тафриновых; положение в системе грибов. Порядок *Taphrinales* в различных системах грибов традиционно рассматривался в составе аскомицетов как наиболее примитивная группа, от которой произошли асколокулярные и аскогимениальные грибы (например, Зеров, 1972; Kramer, 1973; Alexopoulos, Mims, 1979; Webster, 1977). В частности, Л. И. Курсанов (1940) рассматривал *Taphrinales* как специализировавшуюся в связи с паразитизмом и уклонившуюся от исходных ветвей мало специализированных представителей протосумчатых (*Protascales*).

Иную точку зрения отстаивал Гойман (Gäumann, 1964), полагавший, что порядок *Taphrinales* произошел за счет редукции аскокарпа от оперкулятных грибов порядка *Pezizales*. Эта точка зрения восходит к взглядам Бесси (Bessey, 1950), согласно которым группа *Taphrinales* рассматривалась как редуцированная, происходящая от высших дискомицетных форм, например *Pezizales*. Однако Д. К. Зеров в противоположность этим взглядам полагал, что простое строение аска не позволяет выводить их из высших дискомицетных форм. Более вероятно, что *Helotiales* через формы типа *Ascocorticium* связаны с предками *Taphrinales* (Зеров, 1972).

Значительная группа микологов разделяла точку зрения о базидиальной природе тафриновых грибов. В частности, Сэвил (Savile, 1955, 1968) размещал тафриновые в основании базидиомицетной линии эволюции, подчеркивая связь порядка *Taphrinales* (через род *Mixia*) с видами *Mucorales*. Еще ранее Садебек (Sadebeck, 1884) отмечал образование на апексах некоторых сумок тафриновых экзогенных мейоспор, имеющих сходство с базидиями. Ловаг (Lohwag, 1934) рассматривал сумку *Taphrina* как дегенерировавшую базидию.

Обращалось внимание на то, что *Taphrina* и *Ectobasidium* имеют паразитические стадии со сходным характером паразито-хозяйинных отношений, а также сапротрофной дрожжевидной стадией, в которой клетки (споры) размножаются почкованием (Graafland, 1960).

К этим же взглядам близка точка зрения Телера (Tehler, 1988, 1995). В результате кладистического анализа морфологических признаков аскомицетов он также пришел к выводу, что группа «*Ascomycetes*» может

рассматриваться в качестве монофилитической только при условии, что Taphrinaceae и другие дрожжевидные грибы будут исключены из состава аскомицетов. В связи с этим Телер разделил класс Hemiascomycetes (без Saccharomycetaceae) на три группы равного ранга: Endomycotina, Dipodascomycotina и Dipodascopsidomycotina. Семейства же Saccharomycetaceae и Taphrinaceae рассматривались им в качестве отдельной самостоятельной группы, для которой обозначен ранг класса и введено новое наименование — Protobasidiomycetes. Эта группа, по мнению Телера, более тесно связана с базидиомицетами, чем с аскомицетами.

Обособленно стоит мнение Аркса (Arx, 1981, 1984, 1987), который размещал все дрожжевые и дрожжеподобные грибы, включая некоторые паразитические группы, ранее размещаемые в классах Ascomycetes, Basidiomycetes и Deuteromycetes в общий класс Endomycetes. Последний включал порядки Endomycetales, Sporobolomycetales, Torulopsidales, Exobasidiales, Ustilaginales и Taphrinales. Представители последних трех порядков в тканях растений формируют настоящий септированный мицелий, но в чистой культуре образуют дрожжеподобные клетки, размножающиеся почкованием.

В последнее время с использованием молекулярных методов разными авторами показано, что порядок Taphrinales занимает положение в основании аскомицетной линии эволюции (Swann, Taylor, 1993; Berbee, Taylor, 1992, 1995; Nishida, Sugiyama, 1993, Sugiyama, 1998). При этом оговаривалось, что подобное размещение тафриновых не является окончательным.

Группа мицелиальных аскомицетов с плодовыми телами, включающая дискомицеты, локулоаскомицеты, пиреномицеты, плектомицеты, образует хорошо очерченную монофилетическую группу. Другая монофилетическая группа дрожжей, включающая Dipodascopsis и Saccharomyces, составляет сестринскую группу по отношению к мицелиальным и включает роды Taphrina и Schizosaccharomyces. Эта группа дивергировала от остальных аскомицетов в самом основании клада.

Цитологические данные показывают, что между видами родов Taphrina и Protomyces имеется мало сходства в отношении особенностей митоза (Heath et al., 1982, 1987). В связи с этим их классификация, основанная на их разделении в отдельные порядки, как это предлагает Крамер (Kramer, 1973), по-видимому, более справедлива, чем их объединение в один общий порядок Taphrinales (Arx et al., 1982).

В последнее время японские микологи исследовали последовательности молекул рРНК у ряда видов Taphrina, Protomyces и Saitoella и близких родов примитивных аскомицетов. Было показано, что изученные организмы образуют раннюю отклоняющуюся ветвь в пределах Ascomycota от двух других линий — гемиаскомицетов и зуаскомицетов. Этой группе в ранге класса присвоено имя Archiascomycetes. Этот класс включает роды Taphrina, Protomyces, Saitoella, Schizosaccharomyces и Pneumocystis (Sugiyama, Nishida, 1994; Sugiyama, 1998) и в своем объеме совпадает с объемом подотдела Taphrinomycotina (Eriksson, Winka, 1997). Архиаскомицеты характеризуются следующими чертами: ассимилятивная фаза — гифальная или дрожжеподобная; репродуктивная фаза — аскогенная (но без аскогенных гиф); асексуальная фаза — с почкованием; аскомы и конидиомы не

формируются. В пределах Archiascomycetes линия Taphrina—Protomyces отличается цельностью и, по-видимому, монофилетична (Sugiyama, 1998).

В современной системе эукариот Кавалир-Смита (Cavalier-Smith, 1998) тафриновые и протомициевые грибы объединены в класс Taphrinomycetes. Последний включает роды Taphrina, Protomyces, Schizosaccharomyces и другие и входит в филум (отдел) Ascomycota.

Среди микологов большой популярностью пользуется система аскомицетов, представленная в журнале «Myconeb», распространяемом также через сеть Интернета (Eriksson, Winka, 1997, 1998; Eriksson, 1999, и др.). Эта система регулярно обновляется и поддерживается коллективом авторов во главе с Эрикссоном. В этой системе порядок Taphrinales рассматривается как лежащий в основании клада аскомицетов, входит в класс Taphrinomycetes и включает два семейства — Taphrinaceae и Protomycetaceae. Эта же точка зрения разделяется в 8-м и 9-м изданиях словаря Эйнсворса и Бисби (Hawksworth et al., 1995; Kirk et al., 2001) и кажется нам убедительной. В данном определителе протомициевые и тафриновые грибы включаются в класс Taphrinomycetes в ранге порядков Taphrinales и Protomycetales.

Географическое распространение. Тафриновые распространены преимущественно в умеренном поясе, заходя в северные широты до пределов распространения их растений-хозяев. В то же время встречаются они практически на всех континентах, где произрастают подходящие для заражения растения. Следует иметь в виду, что в тропических и субтропических районах наименее изучен видовой состав тафриновых грибов. В южном полушарии на Огненной Земле на представителе Nothofagus pumilio (Poeppig et Endler) Blume (Fagaceae) распространен вид Taphrina entomospora Thaxter (Roivainen, 1977). В Африке тафриновые грибы изучены крайне мало; имеются сообщения лишь о нескольких широко распространенных видах на юге континента (Crous, Phillips, Baxter, 2000).

Культивирование. Колонии дрожжевой фазы большинства видов Taphrina красные или розоватые, напоминающие по внешнему виду культуры таких дрожжевых организмов, как Rhodotorula, Cryptococcus, Sporobolomyces, Phaffia и др. В культуре мицелий обычно не образуется, но в более старых культурах появляются специфические толстостенные клетки. Полагают, что в природе эти структуры могут выполнять функциональную роль хламидоспор, то есть средства для выживаемости гриба от сезона к сезону.

Семейство TAPHRINACEAE Gäum.

In Gäum. et Dodge, Comparative Morphology of Fungi p. 161. 1928; *Exoascaceae* Wint., 1884 (as «Ехоасци») [Nom. rejic. prop., Hawksworth, Eriksson, 1988].

Плодовые тела (аскомы) отсутствуют; мицелий субкутикулярный или субэпидермальный, составленный из дикариотических клеток; сумки образуются из аскогенных клеток мицелия и формируют упорядоченный, палисадный слой (гимений) на поверхности пораженных органов растений. Аскоспоры бесцветные, несептированные, шаровидные или эллипсоидальные. Анаморфы дрожжеподобные, одноядерные, образующиеся в результате почкования аскоспор. Виды характеризуются диморфизмом: мицелий и сумки формируются в паразитической фазе, дрожжевидные почкующиеся клетки — в сапротрофной фазе циклов развития.

Типовой род — *Taphrina* Fr., 1832.

Комитет по грибам и лишайникам (CFL) Международного ботанического конгресса (МБК) принял предложение по консервации названия *Taphrinaceae* Gäum. et Dodge вместо *Exoascaceae* Wint. (Gams, 1992, p. 105).

Род *Taphrina* Fr.

Systema Orb. Veget. 1 : 317. 1825; *Syst. Mycol.* 3 : 520. 1832; [*Erineum* Pers., 1801 p. p.; *Taphria* Fr., 1815 — nom. inval.]; nom. conserv. prop. Hawksworth et Eriksson, 1988; *Ascomyces* Mont. et Desm., 1848; *Sarcorhopalum* Rabenh. 1851; *Ascosporium* Berk., 1860; *Exoascus* Fuckel, 1861; *Magnusiella* Sadeb., 1893 p. p; *Entomospora* Sacc. ex Jacz., 1926.

Лит.: Sadebeck, 1893; Потебня, 1915; Ячевский, 1926; Bataille, 1935(1936); Mix, 1949; Sałata, 1974.

Спороношения развиваются на вегетативных и генеративных органах папоротников и цветковых растений, пораженные органы которых характеризуются разнообразными симптомами, в том числе пятнистостью и «курчавостью» листьев, гипертрофией листьев, побегов и плодов с образованием на них разнообразных по морфологии и размерам галлов; в некоторых случаях при стимуляции грибами роста вегетативных побегов отмечается формирование «ведьминых метел»; для некоторых видов характерно недоразвитие семян в деформированных, «дутых» плодах с образованием в них полостей — «кармашков». Мицелий дикариотический, как многолетний, системный, зимующий в почках или паренхиме побегов, так и однолетний, локальный, развивающийся в течение одного года; у некоторых видов формируются гаустории; септы в мицелии с простым типом пор; сумчатый, или гимениальный, слой обычно развивается на всей поверхности пораженных органов, чаще он формируется под кутикулой в виде плохо заметного мучнистого или восковидного налета серого, золотистого или беловатого цвета; сумки обычно цилиндрические или слегка булабовидные, с базальными клетками или без них, тесно располагающиеся на поверхно-

сти эпидермиса или вклинивающиеся между его клеток; *базальные* клетки, если они присутствуют, меньше сумок, часто изодиаметрические, располагающиеся на вегетативном мицелии; *аскоспоры* образуются в сумках по 8 или по 4, гладкие, бесцветные, обычно имеют шаровидную, эллипсоидальную или палочковидную форму; во многих случаях аскоспоры сразу после своего формирования почкуются, в результате чего полость сумок заполняется одноклеточными бесцветными *бластоспорами*, которые, как правило, несколько мельче аскоспор.

Тип рода — *Taphrina populina* Fr., 1832.

В роде содержится около 100 видов, из которых в России известно 34 вида; на территории бывшего СССР — 42 вида.

Анаморфы относятся к роду *Lalaria* Moore, 1990. Описано 25 видов, характеризующихся дрожжевидным ростом колоний.

Известны попытки разграничения видов на подроды на основе приуроченности к питающим растениям (Giesenhagen, 1901). В частности, Гизенхаген выделял подроды: *Taphrinopsis* (на папоротниках), *Eutaphrina* на *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Ulmaceae* и *Euexoascus* на *Rosaceae*. Это деление должно быть признано в значительной мере искусственным, так как по морфологическим признакам названные группы видов отличаются в незначительной степени, либо не отличаются вовсе.

Также не получили подтверждения попытки деления тафриновых на два рода: *Taphrina* s. str. и *Exoascus* Fuckel — на основе характера развития мицелия в тканях растений. Первый из них — *Taphrina* — включает виды с однолетним локальным мицелием и с симптомами, характеризующимися главным образом пятнистостями или незначительными деформациями листьев. Второй род — *Exoascus* — с зимующим, многолетним мицелием, диффузно распространяющимся в пораженных органах и обуславливающим глубокую деформацию пораженных органов (Sadebeck, 1893; Ячевский, 1926). В связи с существованием многочисленных переходных форм между этими видами и многообразием прохождения циклов развития в пределах отдельных видов такое подразделение признано нецелесообразным (Mih, 1949). Эта точка зрения получила признание и в современной систематике тафриновых.

В 1961 г. изолирован и описан сапротрофный род *Symbiotaphrina* Kuhlwein, Jurzit, 1961 (типовой вид — *S. buchneri* Kuhlwein, Jurzit), обитающий в кишечнике у представителя жесткокрылых *Sitodrepa panicea*. Вид рода *Symbiotaphrina* обнаруживал сходство по культуральным свойствам с представителями *Taphrinales*. Позднее была осуществлена валидация этого родового названия (Gams, Arx, 1980) и высказана гипотеза о близкой филогенетической связи *Symbiotaphrina* с *Taphrinales* (Moore, Flinn, 1991). В последнее время использовали кладистический анализ при секвенировании малых субъединиц рибосомальной ДНК с целью выявить филогенетическое положение *Symbiotaphrina* среди аскомицетов (Jones, Blackwell, 1996). В итоге не была поддержана прежняя гипотеза о родстве *Symbiotaphrina* с *Taphrinales* или *Saccharomycetales*. Данные скорее свидетельствуют о самостоятельной филогенетической линии, включающей *Symbiotaphrina*, как части ранней радиации аскокарпических аскомицетов. Ближайшие родственники *Symbiotaphrina* остаются неясными.

Род *Saprotaphrina* Verona et Rambelli, 1962 включает три вида с сапро-
трофным способом питания. Эти виды, изолированные из гниющих стволов
эвкалипта и каштана, по характеру роста колоний обнаруживают внешнее
сходство с тафриновыми грибами (Verona, Rambelli, 1962). Род *Saprotaphrina*
не может считаться действительно обнародованным в связи с отсутствием
латинского диагноза. Кроме того, сведения о генетической связи с парази-
тическими видами рода *Taphrina* слишком поверхностны и нуждаются
в обоснованиях (Kramer, 1987).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. На папоротниках (<i>Polypodiopsida</i>)	24
— На цветковых растениях (<i>Magnoliopsida</i>)	2
2. На видах семейства <i>Aceraceae</i> (<i>Acer</i>)	3
— На видах семейства <i>Anacardiaceae</i> (<i>Rhus</i>)	12. <i>T. purpurascens</i> .
— На видах семейства <i>Betulaceae</i>	6
— На видах семейства <i>Celtidaceae</i> (<i>Celtis</i>)	28. <i>T. celtidis</i> .
— На видах семейства <i>Fagaceae</i>	16
— На видах семейства <i>Rosaceae</i>	17
— На видах семейства <i>Salicaceae</i> (<i>Populus</i>)	22
— На видах семейства <i>Saxifragaceae</i> (<i>Bergenia</i>)	48. <i>T. bergeniae</i> .
— На видах семейства <i>Ulmaceae</i> (<i>Ulmus</i>)	49. <i>T. ulmi</i> .
3. Базальные клетки отсутствуют	10. <i>T. polyspora</i> .
— Базальные клетки имеются	4
4. Базальные клетки широкие, 6—13 × 8—20 мкм	5
— Базальные клетки более узкие. На <i>Acer platanoides</i>	11. <i>T. pseudoplatani</i> .
5. На <i>Acer campestre</i>	8. <i>T. acericola</i> .
— На <i>Acer platanoides</i>	9. <i>T. acerina</i> .
6. На видах рода <i>Alnus</i>	7
— На видах рода <i>Betula</i>	11
— На видах <i>Carpinus</i>	25. <i>T. carpini</i> .
— На видах <i>Corylus</i> (Дальний Восток)	(26). <i>T. coryli</i> .
— На видах рода <i>Duschekia</i>	18. <i>T. viridis</i> .
— На видах <i>Ostrya</i>	(27). <i>T. ostryae</i> .
7. Поражаются женские сережки с образованием крупных (1—6 см) листо- видных чешуек	13. <i>T. alni</i> .
— Поражаются вегетативные органы	8
8. Пораженные побеги образуют «ведьмины метлы»	14. <i>T. epiphylla</i> .
— Поражение формируется на листьях	9
9. Листья скручиваются и гипертрофируются	10
— На листьях образуются пятна. На <i>Alnus glutinosa</i>	16. <i>T. sadebeckii</i> .
10. Базальные клетки имеются	17. <i>T. tosquinetii</i> .
— Базальные клетки отсутствуют (Дальний Восток)	15. <i>T. japonica</i> .
11. (6). Базальные клетки имеются	12
— Базальные клетки отсутствуют	15
12. На листьях образуются мелкие пятна	20. <i>T. betulae</i> .

- Поражаются побеги и листья с образованием «ведьминых метел» 13
13. Сумки мелкие, $13—34(40) \times 4—15$ мкм 24. *T. nana*.
 — Сумки крупнее, $25—70 \times 10—25$ мкм 14
14. (2). На *Betula pendula*, *B. pubescens* (Европ. ч.) 22. *T. betulina*.
 — На *Betula ermanii* (Дальний Восток) 21. *T. betulicola*.
15. Пятна на листьях выпукло-вогнутые, желтые или красные
 23. *T. carnea*.
 — Пятна без утолщения листовой пластинки 19. *T. bacteriosperma*.
16. (2). На видах *Quercus robur*, *Q. mongolica* 29. *T. caerulescens*.
 — На *Quercus ilex* (30). *T. kruchii*.
17. (2). На видах рода *Amygdalus* 31. *T. amygdali*.
 — На видах *Armeniaca* 9. *T. mume* (*T. armeniaca*).
 — На видах *Cerasus* (Дальний Восток) 33. *T. cerasi-microcarpae*.
 — На видах *Crataegus* 36. *T. crataegi*.
 — На видах *Padus* 40. *T. padi*.
 — На видах *Persica* (*P. vulgaris*) 37. *T. deformans*.
 — На видах *Potentilla*, *Geum*, *Parageum*
 43. *T. tormentillae* (*T. potentillae*).
 — На видах *Prunus* 18
 — На видах *Pyrus* 32. *T. bullata*.
 — На видах *Sorbus* 42. *T. sorbi*.
18. Поражаются плоды 19
 — Поражаются листья и побеги с образованием «ведьминых метел» 21
19. Сумчатый слой содержит удлиненные сумки, почти вдвое превышающие размеры остальных сумок (Сев. Амер.) ... 34. *T. communis*.
 — Сумчатый слой не содержит удлиненных сумок 20
20. На *Prunus domestica* 41. *T. pruni*.
 — На видах *Prunus* американского происхождения (*Prunus alabamensis*, *P. virginiana*) 35. *T. confusa*.
21. Базальные клетки почти изодиаметрические $6—8 \times 7—10$ мкм
 38. *T. insititiae*.
 — Базальные клетки удлиненные $8—16 \times 5—6$ мкм
 44. *T. wiesneri* (*T. cerasi*).
- 22 (2). Поражаются листья 46. *T. populina*.
 — Поражаются отдельные цветки или плодики в женских сережках . 23
23. На *Populus alba* 47. *T. rhizophora*.
 — На других видах *Populus* (часто на *P. tremula*) 45. *T. johansonii*.
24. (1) Базальные клетки имеются 25
 — Базальные клетки отсутствуют 26
25. На *Dryopteris filix-mas* 6. *T. vestergrenii*.
 — На *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris carthusiana*, *D. filix-mas*
 1. *T. athyrii*.
 — На *Cystopteris fragilis* 2. *T. cystopteridis*.
 — На *Matteuccia struthiopteris* 4. *T. hiratsukae*.
 — На *Polystichum lonchitis* 7. *T. wettsteiniana*.
26. На *Dryopteris carthusiana* 3. *T. filicina*.
 — На *Thelypteris palustris* 5. *T. lutescens*.

НА POLYPODIOPSIDA (НА ПАПОРОТНИКАХ)

(1). *Taphrina athyrii* Siemaszko, Arch. Nauk. Biol. Towar. Nauk. Warszaw. 1, 14 : 17, 1922 (1923); *T. athyrii* Siemaszko, 1919 (nom. nud.); *T. athyrii* Siemaszko ap. Woronow, 1923.

Икон.: Mix, 1949, p. 12, fig. 1 A, B; Dennis, 1978, XV g.

Пятна на листочках вай мелкие, до 5—6 мм в диам., желтовато-коричневые, угловатые, неутолщенные, обычно располагающиеся вблизи мелких жилок; мицелий субкутикулярный; сумчатый слой располагается на обеих сторонах пятен, но более хорошо развит на нижней стороне в виде беловатого налета; сумки булавовидные, часто усеченные в верхней части, реже закругленные; (13)18—25 × 6—7(10) мкм; базальные клетки почти изодиаметрические, 5—8 × 4.5—8.0 мкм; аскоспоры эллипсоидальные, шаровидные, 4—5 × 2—3 мкм, обычно по 8 в сумке, часто почкующиеся (рис. 2, A).

Типовой хозяин — *Dryopteris spinulosa* (O. F. Muell.) O. Kuntze [= *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs], Грузия (Абхазия — Псху).

На Athyriaceae, Dryopteridaceae: *Athyrium*, *Dryopteris* spp.

Athyrium filix-femina (L.) Roth, *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs, *D. filix-mas* (L.) Schott — Европа (Великобритания, Грузия — Абхазия; Норвегия, Швейцария).

(2). *Taphrina cystopteridis* Mix, Mycologia 30, 5 : 574. 1938.

Икон.: Mix, 1938, fig. 2, L, fig. 3; Mix, 1949, p. 12, fig. 1, G.

На листочках вай формируются мелкие галлы (0.5—2.0 мм в диам.); мицелий межклеточный; сумчатый слой обычно на нижней стороне вай; сумки тесно скученные, булавовидные, округлые или тупые на вершине, 20—30 × 4—7 мкм; базальные клетки цилиндрические, 6—19 × 4—6 мкм; аскоспоры шаровидные или эллипсоидальные, 3—6 × 2—3 мкм по 8 в сумке.

Типовой хозяин — *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., США.

На Athyriaceae: *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh. Сев. Амер. (США — шт. Индиана, Канзас, Висконсин).

Cystopteris fragilis (L.) Bernh. — один из наиболее широко распространенных папоротников хвойных лесов России. Гриб может быть обнаружен на Дальнем Востоке, а также в других регионах страны.

3. *Taphrina filicina* Rostr. ex Johanson, Bihang Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 13, Afd. III, 4 : 21. 1887; *Exoascus filicinus* (Rostr. ex Johanson) Sacc. 1889.

Икон.: Mix, 1938, Fig. 2, H; Mix, 1949, p. 18, fig. 2, E; Sałata, 1974, rys. 8; Dennis, 1978, XVI g.

На отдельных листочках вай формируются мелкие галлоподобные разрастания 0.5—3.0 мм, буроватые, желто-коричневые, позднее чернеющие, вызывающие искривление листочков вай; мицелий межклеточный; сумчатый слой располагается на обеих сторонах листочков, но чаще на верхней; сумки булавовидные, округлые на вершине, суженные в нижней части,

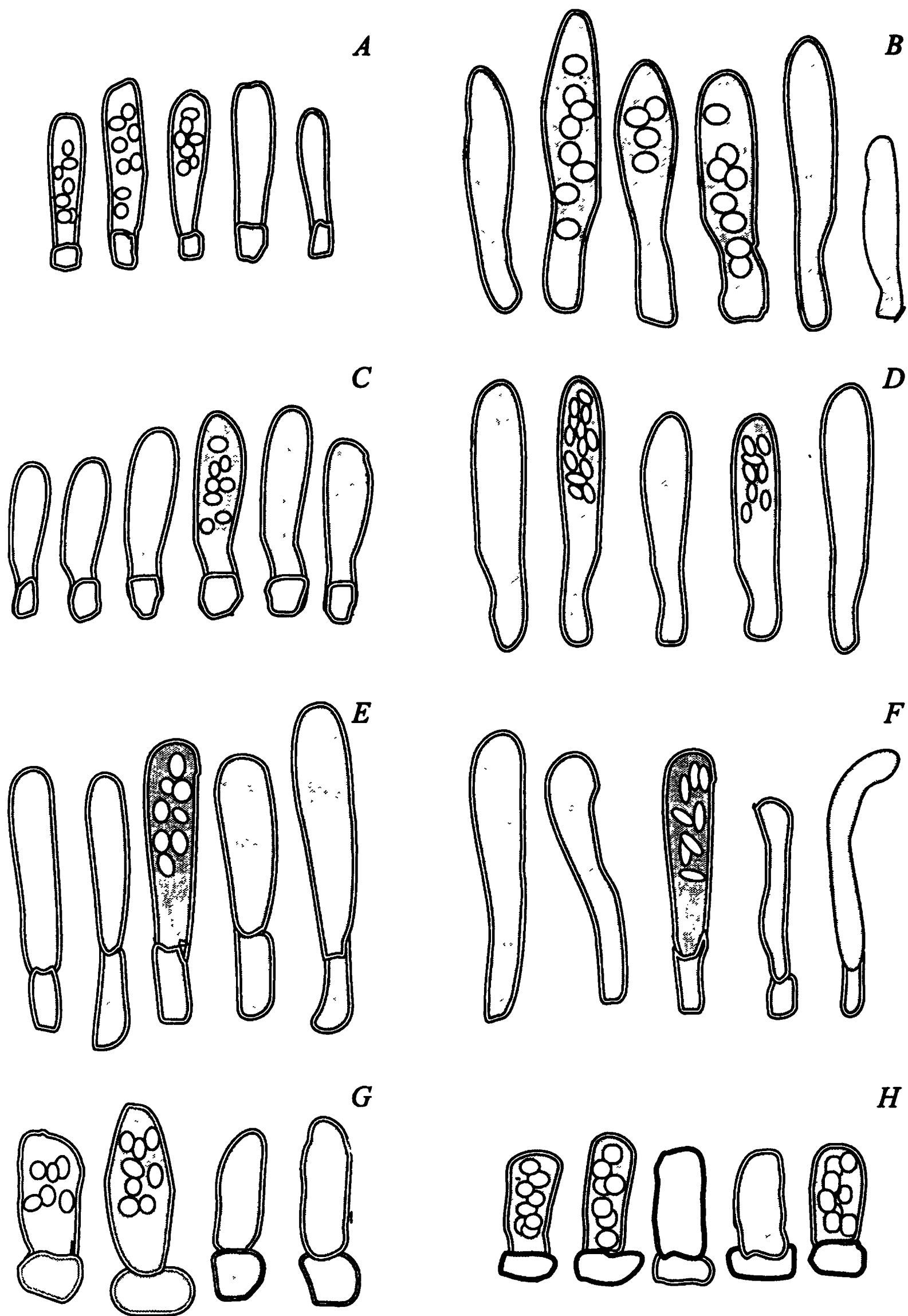


Рис. 2. Сумки видов Taphrinales.

A — *Taphrina athyrii*; *B* — *T. filicina*; *C* — *T. hiratsukae*; *D* — *T. lutescens*; *E* — *T. vestergrenii*; *F* — *T. wettsteiniana*; *G* — *T. acericola*; *H* — *T. acerina*. × 700.

(18)30—38(46) × (5)6—10 мкм; базальные клетки отсутствуют; аскоспоры эллипсоидальные, 3.5—6.5 × 2.0—3.0 мкм., по 4—8 в сумке (табл. I, A; рис. 2, B).

Июнь—июль.

Типовой хозяин — *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs.

На Athyriaceae, Dryopteridaceae, Thelypteridaceae: *Athyrium*, *Dryopteris*, *Leptorumohra*, *Phegopteris* spp.

Leptorumohra amurensis (Christ) Tzvel. (= *Dryopteris amurensis* Christ) — Дальн. Восток (Примор. — заповедник «Кедровая падь»); *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н. Р. Fuchs — Европ. ч. (Новгор., Смол.); Вост. Сибирь (Краснояр.).

— Европа (Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Польша, Финляндия, Швеция); Сев. Амер. (США).

В Средиземноморье (Италия, Югославия, Албания), а также на востоке США обитает вид *T. fusca* Giesenh., 1899 (= *T. moriformis* Bub., 1906), вызывающий на ваях видов *Dryopteris* образование галлообразных, коричнево-пурпурных вздутий 2—5 мм в диам.

4. *Taphrina hiratsukae* Nishida ex Yoshino, Miyabe-Festschrift (Tokyo): 166. 1911; *T. hiratsukae* Nishida ex Yoshino, 1905 (nom. nud.); *T. struthiopteridis* Nishida, 1911; *T. struthiopteridis* Siemaszko, 1919 (later homonym), 1922, 1923; *T. siemaszkoi* Mix, 1949.

Икон.: Mix, 1938, fig. 2, G; fig. 2, K («*T. struthiopteridis*»); Mix, 1949, p. 12, fig. 1, C—E; Sałata, 1974, rys. 5 B, tab. I, 1.

Пятна на обеих сторонах листочков вай, мелкие, вытянутые или неправильной формы, желто-бурые, неутолщенные; мицелий субкутикулярный; сумчатый слой на нижней поверхности пятен в виде беловатого налета; сумки булабовидные, часто округлые или усеченные на вершине, 18—35 × 4—12 мкм; базальные клетки 4—10 × 3—5 мкм; аскоспоры эллипсоидальные, 4—6 × 2.0—4.5 мкм по 6—8 в сумке (табл. I, B; рис. 2, C).

Типовой хозяин — *Onoclea sensibilis* L., Япония.

На Onocleaceae: *Matteuccia*, *Onoclea* spp.

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. — Европ. ч. (Краснодар. — Красная Поляна).

— Европа (Норвегия, Польша, Финляндия, Швеция); Азия (Япония); Сев. Амер. (Канада, США).

Морфологические отличия этого вида от *T. athyrii* очень слабые. По мнению Микса (Mix, 1949), виды *T. athyrii* и *T. hiratsukae* идентичны.

5. *Taphrina lutescens* Rostr., Vidensk. Meddel. Naturh. Foren, Kijbenhavn 1890: 257. 1890; *Magnusiella lutescens* (Rostr.) Sadeb. 1893; *Exoascus lutescens* (Rostr.) Sadeb., 1903.

Икон.: Mix, 1938, fig. 2, A; Mix, 1949, p. 35, fig. 6, C, D; Sałata, 1974, rys. 9., tabl. I, 2.

Пятна на листочках вай бледно-желтые, мелкие до 3 мм в диам., неутолщенные; мицелий межклеточный; сумчатый слой формируется в середине пятен на нижней поверхности листочков; сумки булабовидные, округлые на конце, 25—75 × 5—11 мкм; базальные клетки отсутствуют; аскоспоры

эллипсоидальные, $3-6 \times 2-4$ мкм, быстро почкующиеся; *бластоспоры* эллипсоидальные, значительно мельче аскоспор, $1.5-3.0 \times 1.5-2.0$ мкм (табл. II, III; рис. 2, D).

Июнь—сентябрь.

Типовой хозяин — *Lastrea thelypteris* (L.) Bory (= *Thelypteris palustris* Schott), Дания.

На Thelypteridaceae: *Thelypteris* spp.

Thelypteris palustris Schott — Европ. ч. (Новгор., Перм.).

— Европа (Беларусь, Германия, Дания, Латвия, Польша); Сев. Амер. (Канада, США).

(6). *Taphrina vestergrenii* Giesenh., Bot. Zeitschr. 59 : 125, 1901; *Exoascus vestergrenii* (Giesenh.) Sacc. et Syd., 1902.

Икон.: Giesenhagen, 1901, p. 152, fig. 5; Mix, 1949, p. 18, fig. 2, A; Salata, 1974, rys. 6; Denis, 1978 XVI, f.

Пятна на листочках вай утолщенные, несколько приподнятые над поверхностью окружающих тканей, неопределенных очертаний, до 5 мм в диам., желтоватые, буреющие со временем; *мицелий* субкутикулярный; *сумчатый слой* на нижней стороне пятен в виде беловатого восковидного налета; *сумки* тесно скученные, булавовидные или цилиндрические, округлые или усеченные на вершине $20-42 \times 5-10$ мкм; *базальные клетки* $8-20 \times 4-10$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые или эллиптические, $6.0-8.5 \times 2.5-4.0$ мкм, часто почкующиеся непосредственно в сумке. (рис. 2, E).

Типовой хозяин — *Aspidium filix-mas* Sw. [= *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott], Дания.

На Dryopteridaceae: *Dryopteris* spp.

Dryopteris filix-mas (L.) Schott — Европа (Великобритания, Германия, Дания, Норвегия, Польша, Швейцария, Швеция, Эстония); Азия (Китай, Япония).

(7). *Taphrina wettsteiniana* Herzfeld, Öster. Bot. Zeitschr. 60 : 251. 1910.

Икон.: Mix, 1949, p. 29, fig. 4, B; Gjaerum, 1967, p. 107; Salata, 1974, rys. 34.

Пятна на нижней стороне листочков вай четко очерченные, мелкие, до 8 мм в диам., округлые, желтые или светло-зеленые, буреющие с возрастом, несколько утолщенные; на верхней стороне вай пятна едва заметны в виде бледных зон; *мицелий* межклеточный; *сумчатый слой* обычно на нижней стороне листьев; *сумки* булавовидные или цилиндрические, округлые на конце, $30-45 \times 6-8$ мкм; *базальные клетки* имеются у большинства (но не у всех) сумок, $6-13 \times 5-8$ мкм; *аскоспоры* веретеновидные, $5-8 \times 2-4$ мкм, слегка изогнутые, обычно с двумя каплями жира, нередко почкующиеся в сумках; *бластоспоры* палочковидные, 5×1 мкм (рис. 2, F).

Типовой хозяин — *Polystichum lonchitis* (L.) Roth, Австрия.

На Dryopteridaceae: *Polystichum* spp.

Polystichum lonchitis (L.) Roth — Европа (Австрия, Норвегия).

В России не обнаружен. Из Северной Америки описан вид *T. polystichi* Mix, 1938, часто встречающийся на востоке США на ваях *Polystichum acro-*

stichoides (Michx.) Schott и отличающийся от *T. wettsteiniana* эллипсоидальными аскоспорами, $3—6 \times 2—4$ мкм диам. Весьма близок к этим видам обнаруженный сравнительно недавно во Франции вид на *Polysticum setiferum* (Forskall) Moore ex Woynar (Schneider, 1986). Гриб этого рода точно не идентифицирован.

НА MAGNOLIOPSIDA (НА ЦВЕТКОВЫХ)

На Aceraceae

8. *Taphrina acericola* C. Massal., Malpighia 8 : 121, 1894; *Exoascus acericolus* (C. Massal.) Sacc. 1895; *E. confusus* Jacz., 1901 (non *E. confusus* Atk., 1849); *Taphrina confusa* (Jacz.) Laubert ap. Sorauer, 1928; *T. jaczewskii* Palm, 1917; *Exoascus jaczewskii* (Palm) Jacz., 1926.

Икон.: Mix, 1949, p. 147, fig. 36, B—C.

Пораженные побеги вследствие образования побочных побегов формируют разного размера «ведьмины метлы» в виде плотно расположенных объемистых деформированных ветвей, листья на которых сморщиваются, покрываются ясно очерченными желтоватыми пятнами, распространяющимися главным образом по их жилкам; часто образуются только пятна, вначале мелкие, $1.2—3.0$ мм в диам., позднее сливающиеся и занимающие значительную часть листовой поверхности; *мицелий* многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в почках; *сумчатый слой* обычно на нижней стороне листьев в виде серого, восковидного налета; *сумки* короткоцилиндрические или эллипсоидальные, округлые на вершине, $16—26 \times 6—13$ мкм; *базальные клетки* короче и шире сумки, $8—17 \times 7—14$ мкм; *аскоспоры* шаровидные, эллипсоидальные, $4.0—5.5 \times 3.5—4.5$ мкм, часто почкующиеся в сумке (рис. 2, G).

Типовой хозяин — *Acer campestre* L., Италия.

На Aceraceae: *Acer* spp.

Acer campestre L. — Европ. ч. (Белгор., Курск., Орл., Тульск.).

— Европа (Грузия, Италия, Норвегия, Украина, Швейцария, Швеция, Эстония); Сев. Амер. (США).

По размерам сумок и их очертаниям данный вид близок к виду *T. acerina* Eliasson. А. А. Ячевский (1926) выделял на европейских кленах особый вид — *Exoascus jaczewskii* (Palm) Jacz., также образующий в кронах деревьев «ведьмины метлы». По симптомам и цитоморфологическим признакам этот вид не отличается от *T. acericola*.

9. *Taphrina acerina* Eliasson, Bihang Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 20. Afd. III, 4 : 3. 1895; *Exoascus acerinus* (Eliasson) Sacc., 1899.

Икон.: Mix, 1949, p. 147, fig. 36, A; Salata, 1974, rys. 36 B.

На листьях формируются выпукло-вогнутые *пятна* желтовато-коричневые, водянистые, чаще располагающиеся по краям листьев или между жилками, иногда охватывающие всю пластинку листа; изредка отмечается образование «ведьминых метел»; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* преимущественно располагается на нижней стороне листа

в виде мучнистого восковидного налета, обычно покрывающего всю пластинку листа; сумки широкоцилиндрические, булавовидные, округлые на вершине, $12-23 \times 8-12$ мкм; базальные клетки шире сумки, внизу закругленные, $10-20 \times 8-13$ мкм; аскоспоры почти округлые, по 8 в сумке, $4.5 \times 3.5-5.0$ мкм (табл. IV, A; рис. 2, H).

Типовой хозяин — *Acer platanoides* L., Швеция.

На Aceraceae: *Acer* spp.

Acer platanoides L. — Европ. ч. (Воронеж., Курск.).

— Европа (Италия, Норвегия, Польша, Украина, Швеция, Швейцария).

Вид *T. acerina* во многих отношениях близок *T. acericola* C. Massal. и иногда трактуется как его синоним (Gjaerum, 1964, 2000). Отмечается также на *Acer campestre* L.

10. ***Taphrina polyspora*** (Sorokin) Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandlingar 42, 1 : 41. (1885) 1886. — *Ascomyces polysporus* Sorokin, 1876; *Exoascus aceris* Linh., 1885.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 27; Mix, 1949, p. 151, fig. 37, A; Gjaerum, 1967, p. 105, 107; Sařata, 1974, rys. 35, tabl. XIV.

Пятна на листьях, иногда на плодах (крылатках) бурые, нередко черные, до 1 см в диам., округлые или сливающиеся в зоны неопределенной формы; по периферии пятен имеется бледно-желтая кайма, резко отграниченная от живой ткани; некротические участки листьев разной формы и величины часто отпадают, вследствие чего лист выглядит перфорированным; мицелий субкутикулярный, однолетний; сумчатый слой преимущественно на верхней поверхности листьев в виде восковидного мучнистого налета; сумки короткоцилиндрические, закругленные на вершине, $27-43 \times 8-13$ мкм, нередко расширенные при основании; базальные клетки отсутствуют; аскоспоры по 8 в сумке, обнаруживаются только в начальной стадии созревания сумки, затем быстро почкуются, $3.5-5.0$ мкм; blastоспоры эллиптические, мельче эндоспор, $2-4 \times 2-3$ мкм, заполняют почти все содержимое сумки (табл. IV, B; рис. 3, A).

Типовой хозяин — *Acer tataricum* L., Россия.

На Aceraceae: *Acer* spp.

Acer tataricum L. — Европ. ч. (Белгор., Воронеж., Калуж., Курск., Лен., Новгород., Перм., Ростов., Саратов., Тамбов., Тат., Тульск.); Кавказ (Дагестан, Сев. Осет.); *Acer mono* Maxim. — Дальн. Восток (Примор.).

— Европа (Болгария, Венгрия, Германия, Греция, Грузия, Дания, Латвия, Литва, Норвегия, Польша, Румыния, Украина, Финляндия, Швеция); Азия (Казахстан).

T. polyspora отличается от прочих видов этого рода, обитающих на кленах, отсутствием базальных клеток. Данный вид описан Н. Н. Сорокиным (Sorokine, 1876) на листьях *Acer tataricum* L. и отнесен им первоначально к роду *Ascomyces*, как не имеющему развитого вегетативного мицелия.

(11). ***Taphrina pseudoplatani*** (C. Massal.) Jaap, Ann. Mycol. 15 : 101, 1917. — *T. polyspora* (Sorokin) Johanson var. *pseudoplatani* C. Massal., 1892; *T. acericola* C. Massal. var. *pseudoplatani* C. Massal., 1894.

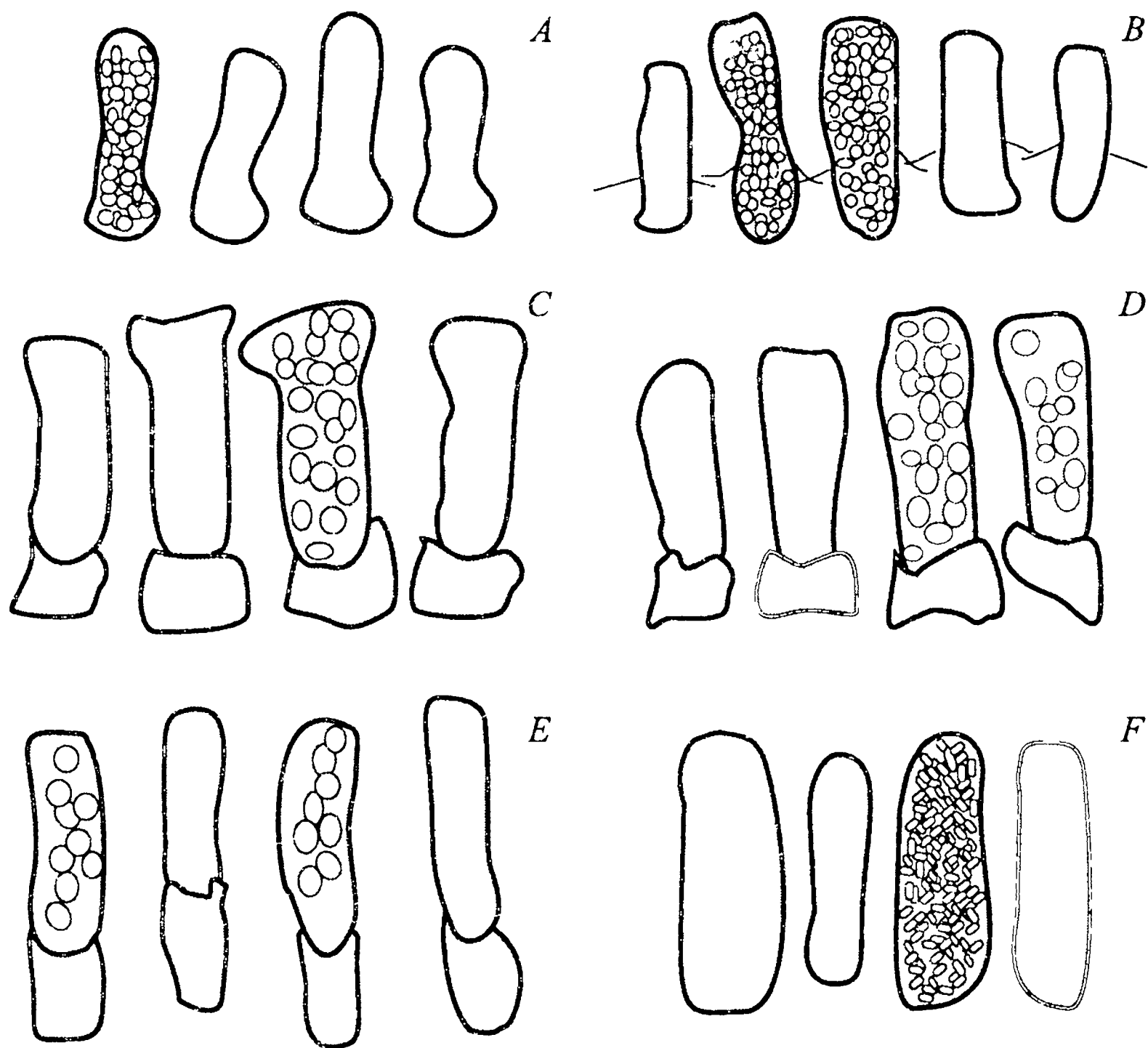


Рис. 3 Сумки видов Taphrinales.

A — *Taphrina polyspora*, *B* — *T. alni*. *C* — *T. epiphylla*, *D* — *T. sadebeckii*, *E* — *T. tosquinetii*, *F* — *T. bacteriosperma* × 800

Икон.: Мих, 1949, р 147, fig 36, E, Sałata, 1974, р 77

Пятна на листьях неправильной формы, серые, коричневые или черные, 0.5—1.0 см в диам., неутолщенные, с размытыми краями; мицелий субкутикулярный, однолетний; сумчатый слой обычно на нижней стороне листьев в виде восковидного мучнистого налета; сумки короткоцилиндрические, булавовидные, округлые на вершине, $13\text{--}26 \times 8\text{--}13$ мкм; базальные клетки почти изодиаметрические, шире сумок, $6\text{--}13 \times 7\text{--}13$ мкм; аскоспоры по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, $4.0\text{--}5.5 \times 3.5\text{--}4.5$ мкм, обычно почкующиеся в сумке

Типовой хозяин — *Acer pseudoplatanus* L., Италия.

На Aceraceae: *Acer pseudoplatanus* L. — Европа (Италия, Польша, Швейцария).

T. pseudoplatani близок виду *T. asericola*, отличаясь от последнего более узкими базальными клетками. К настоящему времени на видах клена описано 11 видов рода *Taphrina*, большая часть которых обитает в Америке.

Многие из этих видов чрезвычайно близки между собой по морфологическим признакам и симптомам вызываемых ими заболеваний.

На Anacardiaceae

12. *Taphrina purpurascens* (Ellis et Everhart) B. L. Rob., Ann. Bot. 1, 2 : 169. 1887 — *Ascomyces deformans* Berk. var. *purpurascens* Ellis et Everhart, 1886; *Exoascus purpurascens* (B.L. Rob.) Sacc., 1892.

Икон.: Mix, 1949, p. 139, fig. 35, C.

Пораженные листья гипертрофируются, скручиваются, приобретая ярко-красную окраску; поражение листьев чаще локальное, но может также охватывать всю пластинку листа, которая в этом случае становится как бы гофрированной; *мицелий* межклеточный; *сумки* почти прямоугольные, часто тупые в верхней и нижней части, иногда сжатые с боков, и в этом случае нижняя часть сумки несколько шире верхней, 17—40 × 9—17 мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые, 3—6 × 3—5 мкм, часто почкующиеся непосредственно в сумке (табл. IV, C).

Анаморфа — *Lalaria purpurascens* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Rhus copallina* L., США.

На Anacardiaceae: *Rhus* spp.

Rhus coriaria L. — Европа (Италия, Украина — Крым, Франция); Сев. Амер. (США, Канада); Африка (ЮАР).

На Betulaceae

На Alnus

13. *Taphrina alni* (Berk. et Broome) Gjaerum, Blyttia 24 : 193. 1966. — *Ascomyces alni* Berk. et Broome, 1876; *Exoascus alnitorquus* (Tul.) Kühn f. *alni-incanae* Kühn in Rabenh., Fungi Europ., N 1617. 1873; *Taphrina alni-incanae* (Kühn) Magnus, 1890; *Exoascus alni-incanae* (Kühn) Sadeb., 1893; *Ascomyces tosquinetii* Westend. var. *strobilina* Rostr., 1879; *Exoascus amentorum* Sadeb., 1888; *Taphrina amentorum* (Sadeb.) Rostr., 1890.

Икон.: Mix, 1949, p. 83, fig. 20, A («*T. amentorum*»); Henderson, 1954, fig. 5 a, b («*T. amentorum*»); Salata, 1974, rys. 15, tabl. V. Breitenbach, Kränzlin, 1984, N 127 («*T. amentorum*»); Dennis, 1978, XIV e.

Пораженные женские сережки характеризуются довольно крупными, 1—2 до 6 см дл. листовидными разрастаниями чешуек, вначале красными, позднее чернеющими; *мицелий* многолетний, межклеточный; *сумчатый слой* на поверхности пораженных органов; *сумки* широкие, цилиндрические, несколько туповатые на вершине, расположенные тесно сомкнутым строем между клеток эпидермы, 36—63 × 10—23 мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* эллипсоидальные, вначале по 8 в сумке, позже обильно почкующиеся, (3)4.5—6.0 × 4—5 мкм (табл. V, A; рис. 3, B).

Июль—сентябрь.

Типовой хозяин — *Alnus incana* (L.) Moench.

На Betulaceae: *Alnus* spp.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn., *A. incana* (L.) Moench — Европ. ч. (Карелия, Лен., Челяб., Тамбов.); на *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. — Дальн. Восток (Сахал. — о. Кунашир).

— Европа (Великобритания, Грузия, Дания, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Украина, Швейцария, Швеция, Эстония); Азия (Иран, Япония); Африка (Алжир); Сев. Амер. (Канада, Аляска).

Возможно, что у *T. alni* существуют две специализированные формы, приуроченные к *Alnus incana* и *A. glutinosa*, поскольку в местах совместного произрастания обоих видов ольхи грибок не переходит с одного вида на другой. Для окончательного решения этого вопроса необходимы эксперименты с перекрестным заражением. В Японии *T. alni* поражает *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., а на Аляске — *A. rubra* Bong. (Mix, 1949). Первый из этих видов ольхи произрастает на Дальнем Востоке России. Морфологические и гистологические изменения в растении-хозяине исследовались в ряде работ (Wakker, 1892, и др.).

Данный вид отличается от всех европейских видов, обитающих на *Alnus*, отсутствием базальных клеток. Эта особенность отличает этот вид также от *T. robinsoniana* Giesenhagen, поражающего в Америке *Alnus incana* и *Alnus rugosa*, и имеющего сходные симптомы.

14. *Taphrina epiphylla* (Sadeb.) Sacc., Syll. Fung. 8 : 816, 1889. — *Exoascus epiphyllus* Sadeb., 1884; *Taphrina sadebeckii* Johanson subsp. *borealis* Johanson, 1885; *T. borealis* (Johanson) Johanson, 1887; *T. klebahnii* Wieben, 1927.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. I, fig. 11—14; Mix, 1949, p. 83, fig. 20, D—G; Salata, 1974, rys. 16, tabl. VII, 2; Tanaka, 1988a, fig. 1—11.

Пораженные побеги формируют значительные по размерам, но не густые «ведьмины метлы» в виде тесно расположенных ветвей с морщинистыми деформированными листьями; позднее на листьях образуются округлые желтые пятна; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в почках; *сумчатый слой* на обеих сторонах листьев, сероватый, восковидный с голубоватым оттенком; *сумки* широкоцилиндрические, на вершине нередко усеченные, расширенные, 20—60 × 10—23 мкм; *базальные клетки* шире сумок, 10—30 × 7—20 мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, эллипсоидальные или округлые, обычно быстро почкующиеся в сумке, с образованием *бластоспор*, заполняющих почти всю полость сумки (табл. VI; рис. 3, С).

Май—июль.

Типовой хозяин — *Alnus incana* (L.) Moench.

На Betulaceae: *Alnus* spp.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — Европ. ч. (Карелия, Лен., Смол.); Кавказ (Сев. Осет.); *A. hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. — Дальн. Восток (Примор. — заповедник «Кедровая падь»); *A. incana* (L.) Moench — Европ. ч. (Арханг., Вятск., Карелия, Лен., Моск., Мурм., Новгор., Смол.).

— Европа (Болгария, Грузия, Дания, Исландия, Норвегия, Литва, Польша, Словакия, Финляндия, Швеция, Эстония); Азия (Япония).

Характерной чертой данного вида является форма сумок, которые на вершине несколько расширены, приобретая специфическую «роговидную» форму. Патолого-морфологические изменения побегов *Alnus hirsuta*, вызываемые этим видом, были подробно исследованы в Японии (Tanaka, 1988a). По мнению Хендерсона (Henderson, 1954), микроскопические признаки *T. epiphylla* практически идентичны таковым *T. sadebeckii*.

15. *Taphrina japonica* Kusano, Bot. Mag. (Tokyo) 19 : 3. 1905; Ann. Mycol. 3 : 30. 1905; *T. alni-japonicae* Nishida, 1911; *T. macrophylla* W. W. Ray, 1911.

Икон.: Kusano, 1905, fig. 10—14; Mix, 1949, p. 87, fig. 21, A—C.

Пораженные листья скручиваются, несколько гипертрофируются; *мицелий* субкутикулярный, многолетний, зимующий в почках; *сумчатый слой* на обеих сторонах листа в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* широкоцилиндрические, часто туповатые, более толстостенные и расширяющиеся при основании, $33—92 \times 13—33$ мкм (при основании ножки до 40 мкм); *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые или эллипсоидальные, часто почкующиеся непосредственно в сумке, $4.0—5.5 \times 4.5—5.5$ мкм (табл. V, B).

Типовой хозяин — *Alnus japonica* (Thunb.) Steud., Япония.

На Betulaceae: *Alnus* spp.

Alnus hirsuta (Spach) Turcz. ex Rupr. — Дальн. Восток (Сахал. — о. Кунашир).

— Азия (Япония); Сев. Амер. (тихоокеанское побережье США, Канада, Аляска).

Taphrina japonica отличается от *T. tosquinetii* и *T. epiphylla* (также обитающих на видах *Alnus* и вызывающих сходные деформации ветвей) более крупными сумками и отсутствием базальных клеток.

16. *Taphrina sadebeckii* Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 38. (1885) 1886; *Ascomyces tosquinetii* Westend., 1861 p. p; *Exoascus alni* de Bary. a *alni-glutinosae* Fuckel, 1870 p. p; *E. flavus* Sadeb., 1884 (non *Taphrina flava* Farl., 1883); *Exoascus epiphyllus* Sadeb. var. *maculans* Sadeb., 1890.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. III, fig. 1—8; Mix, 1949, p. 74, fig. 19, E; Henderson, 1954, fig. 3 a—c; Sałata, 1974, rys. 18, tab. VII, 1; VIII, 1.

Пятна на листьях желтые или сероватые, округлые, реже неправильные, средних размеров до 1 см в диам., выпуклые, немногочисленные, неутолщенные; *мицелий* межклеточный; *сумчатый слой* на нижней стороне листьев в виде восковидного сероватого налета; *сумки* цилиндрические, округлые или более или менее туповатые и слегка расширенные на вершине, $17—65 \times 10—21$ мкм; *базальные клетки* шире сумки, почти кубические, $13—30 \times 10—23$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, $4—6 \times 3.5—5.0$ мкм, нередко почкующиеся в сумке (табл. VII, A; рис. 3, D).

Июнь—сентябрь.

Типовой хозяин — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

На Betulaceae: *Alnus* spp.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — Европ. ч. (Белгор., Лен., Татар., Челяб.).

— Европа (Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Италия, Латвия, Литва, Польша, Словакия, Украина, Швеция); Азия (Иран, Япония).

Цитология возбудителя, частности формирование сумок из аскогенных клеток и поведение ядер изучены в ряде исследований (Sadebeck, 1884). В Норвегии *T. sadebeckii* рассматривается как летняя форма *T. epiphylla* (Gjaerum, 1964).

17. *Taphrina tosquetii* (Westend.) Magn., Hedwigia 29 : 25. 1890. — *Ascomyces tosquetii* Westend., 1861; *Exoascus tosquetii* (Westend.) Sacc., 1889; *Taphrina alnitorqua* Tul., 1866, p. p.; *E. alnitorquus* (Tul.) Sadeb., 1884, p. p; *Taphrina media* Palm, 1917; *Exoascus medius* Jacz., 1926.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. I, fig. 1—7; Mix, 1949, p. 89, fig. 22 B—D; Henderson, 1954, fig. 4 a—c; Salata, 1974, rys. 17, tabl. VI, 1, 2; Dennis, 1978, XV c.

Поражаются листья и несущие их побеги, которые скручиваются, делаясь клейкими; отдельные листья разрастаются, покрываются крупными, коричневыми плоскими, или выпукло-вогнутыми *пятнами*; листья сморщиваются, приобретают сетчатый облик и становятся выпукло-вогнутыми; симптомов типа «ведьминых метел» не наблюдается; *мицелий* субкутикулярный, многолетний, зимующий в почках; *сумчатый слой* на обеих сторонах листьев в виде сплошного сероватого налета; *сумки* цилиндрические, округлые на вершине или усеченные, 20—49 × 5—14 мкм, вклинивающиеся между клеток эпидермиса; *базальные клетки* удлиненные, книзу несколько суженные, 7—19 × 6—17 мкм; *аскоспоры* шаровидные или эллипсоидальные по 8 в сумке, часто почкующиеся, 2.5—5.5 × 2.5—5.0 мкм (табл. VII, B; рис. 3, E).

Май—сентябрь.

Анаморфа — *Lalaria tosquetii* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.

На Betulaceae: *Alnus* spp.

Alnus glutinosa (L.) Gaertn. — Европ. ч. (Лен., Новгор., Саратов., Тамбов., Твер.).

— Европа (Беларусь, Болгария, Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Италия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Украина, Финляндия, Чехия, Швеция, Эстония); Сев. Амер. (Канада, США).

Проникновение возбудителя, его кариология, развитие многолетнего мицелия в тканях, а также морфологические и гистологические преобразования растения-хозяина изучены в ряде исследований (Sadebeck, 1884, 1893; Smith, 1894; Bond, 1956). В условиях культуры наблюдалось образование аскогенных клеток и сумок (Jeschková, 1958). Гриб более обычен на листьях молодых побегов в нижней части деревьев, но иногда поражения развиваются на листьях верхней части кроны на высоте до 6—7 м. Инфицированные побеги могут отмирать в течение одного-двух сезонов, реже они сохраняются до 10—12 лет (Phillips, Burdekin, 1985).

На *Duschekia*

(18). *Taphrina viridis* (Sadeb.) Maire, Bull. Soc. Bot. Fr., ser. 4, 10 : 167. 1910. — *Exoascus viridis* Sadeb. ap. Jaap, 1901; *Taphrina alnastri* Lagerh. ap. Vestergr., 1903.

Икон.: Mix, 1949, p. 89, fig. 22, E; Bacigálová, 1994c, fig. 1—3b.

Пятна на листьях мелкие, округлые, реже неправильные, светло-зеленые или желтоватые до 1 см в диам.; *мицелий* межклеточный; *сумчатый слой* на нижней стороне листьев в виде сероватого налета; *сумки* короткоцилиндрические или булавовидные, округлые на вершине, $20\text{—}30 \times 7\text{—}15$ мкм; *базальные клетки* широкие, округлые или почти изодиаметрические, $8\text{—}18 \times 7\text{—}13$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, $4.5\text{—}5.0 \times 4.0\text{—}4.5$ мкм, нередко почкующиеся в сумке.

Типовой хозяин — *Alnus viridis* (Chaix) DC. [= *Duschekia alnobetula* (Ehrh.) Pouzar].

На Betulaceae: *Duschekia alnobetula* (Ehrh.) Pouzar — Европа (Австрия, Германия, Италия, Норвегия, Словакия, Франция).

От *T. sadebeckii*, вызывающего сходное поражение, отличается меньшими размерами сумок, а также специализацией.

На *Betula*

19. *Taphrina bacteriosperma* Johanson, Bihang Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 13. Afd. III, 4 : 19, 1887; *Exoascus bacteriospermus* (Johanson) Sacc., 1889.

Икон.: Mix, 1949, p. 67, fig. 17 D, G; Sałata, 1974, rys. 11, B.

Пораженные листья приобретают желтую или красновато-коричневую окраску без проявления какого-либо утолщения листовой пластинки; в отдельных случаях наблюдается латеральное разрастание листа; нередко поражаются все листья одного побега, но симптомов типа «ведьминых метел» не наблюдается; *мицелий* субкутикулярный, зимующий в ветвях; *сумчатый слой* преимущественно на верхней поверхности листьев в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* широкоэллиптические, иногда неправильные, округлые или туповатые на вершине, более широкие при основании, часто сжатые соседними сумками, вследствие чего выглядят несколько деформированными, $33\text{—}80 \times 14\text{—}20$ мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* практически неразличимы; *бластоспоры* заполняют все содержимое сумки, разнообразные по размерам узкоцилиндрические или палочковидные, $3.5 \times 1\text{—}2$ мкм или $1.0\text{—}1.8 \times 0.5$ мкм (рис. 3, F).

Типовой хозяин — *Betula nana* L., Дания.

На Betulaceae: *Betula* spp.

Betula nana L. — Зап. Сибирь (Алт.); Вост. Сибирь (Краснояр.); *Betula tortuosa* Ledeb. — Европ. ч. (Мурм.).

— Европа (Дания, Исландия, Норвегия, Финляндия, Швеция); Сев. Амер. (Гренландия, США, Канада).

В странах Скандинавии этот вид отмечен на *Betula pubescens* Ehrh. *T. bacteriosperma* наиболее близок к *T. carnea*, в связи с чем иногда этот

вид рассматривается в качестве синонима последнего (Gjaerum, 1964). Вместе с тем различия между ними существенны: *T. bacteriosperma* не вызывает образования мясистых толстых деформаций на верхней стороне листьев как *T. carnea*, но лишь частичное латеральное разрастание листовой пластинки. Кроме того, сумки у *T. carnea* длиннее и их основания более расширены, чем у *T. bacteriosperma*. Вместе с тем эти отличия в значительной степени сглажены при развитии грибов на *Betula pampa* L., где отмечаются все переходные формы между двумя видами. По этой причине Герум (Gjaerum, 1964) рассматривает *T. bacteriosperma* синонимом *T. carnea*.

20. *Taphrina betulae* (Fuckel) Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 40, (1885) 1886. — *Exoascus betulae* Fuckel, 1873; *Taphrina betulae* (Fuckel) Johanson var. *auctumnalis* Sadeb., 1893; *T. auctumnalis* (Sadeb.) Palm, 1917.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. II, fig. 12—21; Mix, 1949, p., 71, fig. 18, A—E; Henderson, 1954, fig. 7 a, b; Salata, 1974, rys. 12, tabl. IV, 1; Dennis, 1978, XV, b; Tanaka, 1988b, fig. 1—11; Bacigálová, 1997a, fig. 5, 6 a, b).

Пятна на листьях мелкие (до 1 см в диам.), скученные, округлые, не утолщенные или слегка выпукло-вогнутые, от бледно-зеленых до желтых или красноватых на верхней половине листа и светло-зеленые — на нижней, позднее буреющие, часто занимающие до трети листовой поверхности; **мицелий** субкутикулярный, обильно ветвящийся; **сумчатый слой** обычно на верхней поверхности пятен, реже на нижней в виде восковидного мучнистого налета; **сумки** цилиндрические, округлые или туповатые на вершине, иногда несколько расширенные при основании, 15—45 × 8—18 мкм; **базальные клетки** сидячие, не вклинивающиеся между клеток эпидермы, обычно шире сумок, почти изодиаметрические, 7—17 × 8—20 мкм; **аскоспоры** по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, 4.0—6.0 × 3.5—6.0 мкм, иногда почкующиеся в сумке (табл. IX, A; рис. 4, A).

Июнь—сентябрь.

Типовой хозяин — *Betula pendula* Roth, Дания.

На Betulaceae: *Betula* spp.

Betula costata Trautv. — Дальн. Восток (Примор.); *B. pendula* Roth — Европ. ч. (Курск., Лен., Новгор., Саратов., Тамбов., Татар.); Зап. Сибирь (Алт., Новосиб.).

— Европа (Азербайджан, Австрия, Армения, Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Норвегия, Польша, Словакия, Украина — Карпаты, Финляндия, Чехия, Швеция, Эстония); Азия (Казахстан, Киргизия, Япония).

В Норвегии гриб также встречается на *B. pubescens* Ehrh. на всей территории страны (Gjaerum, 1964); в Польше он выявлен на *B. oycoviensis* Bess. (Salata, 1974). В Словакии гриб зарегистрирован в Высоких Татрах на выс. 1000 м на *B. pendula* Roth (Bacigálová, 1997a, b).

Taphrina betulae отличается от *T. carnea* наличием базальных клеток, а от *T. bacteriosperma*, кроме того, более узкими сумками. Характерной чертой *T. betulae* является размещение сумок совместно с базальными клетками на поверхности эпидермиса.

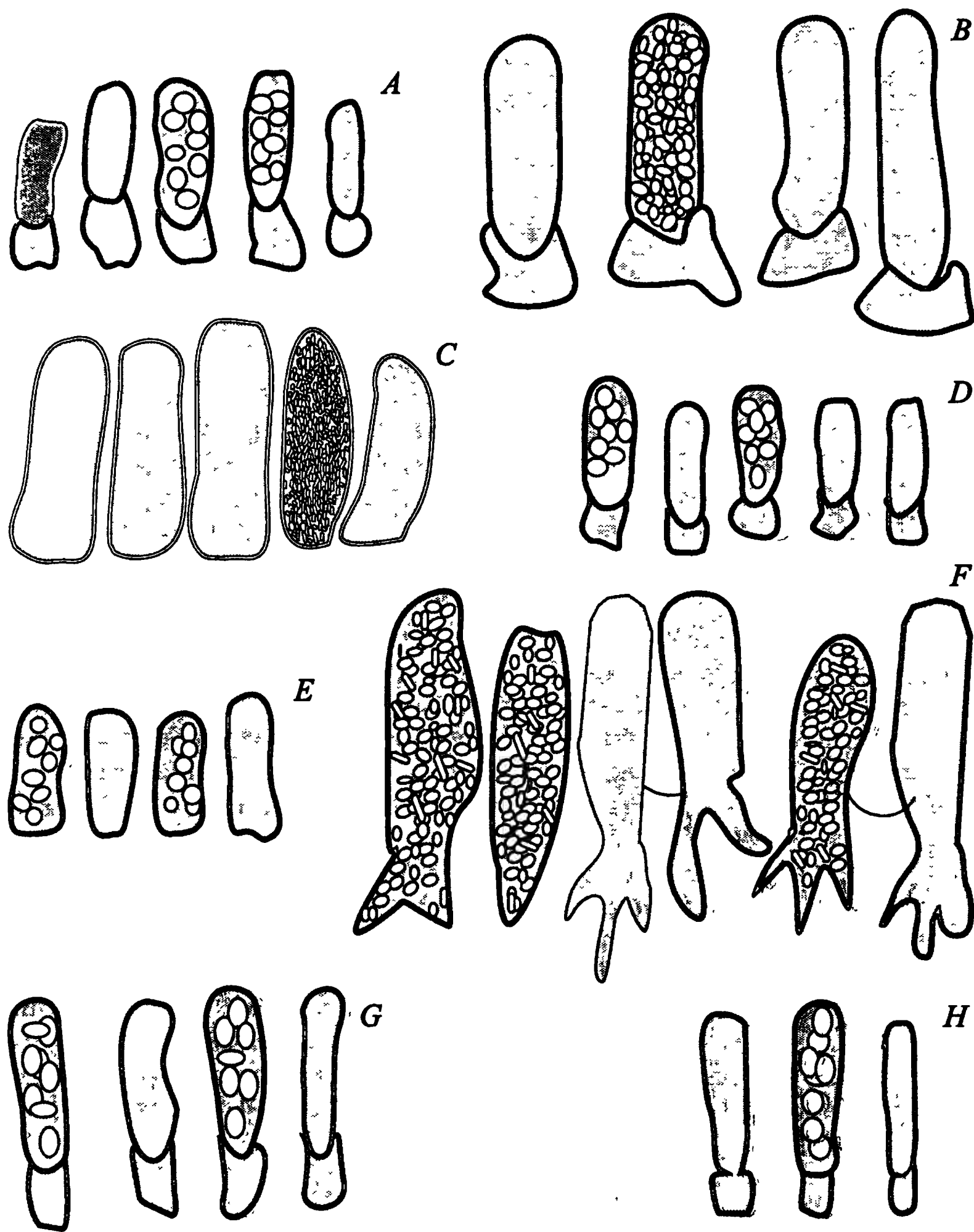


Рис. 4. Сумки видов Taphrinales.

A — *Taphrina betulae*; *B* — *T. betulina*; *C* — *T. carnea*; *D* — *T. nana*; *E* — *T. carpini*; *F* — *T. caerulescens*; *G* — *T. bullata*; *H* — *T. crataegi*. × 600.

(21). ***Taphrina betulicola*** Nishida, Miyabe-Festschrift (Tokyo) : 169. 1911.

Икон.: Mix, 1949, p. 53, fig. 13, E.

Пораженные побеги формируют «ведьмины метлы»; мицелий субкутикулярный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в спящих почках; сумчатый слой на верхней и нижней поверхности листьев; сумки цилинд-

рические, округлые или усеченные на вершине, $26-46 \times 13-22$ мкм; базальные клетки сплюснутые или короткоцилиндрические, $13-20 \times 7-13$ мкм; аскоспоры по 8 в сумке, шаровидные или широкоэллипсоидальные, $3.5-3.0$ мкм, часто почкующиеся в сумке.

Типовой хозяин — *Betula ermanii* Cham. var. *pirronica* Maxim., Япония.

На Betulaceae: *Betula ermanii* Cham.

Betula ermanii Cham. — Азия (Япония). Данный вид наиболее близок *T. betulina*, отличаясь от него меньшими размерами сумок и более короткой базальной клеткой. Возможно нахождение этого вида на Дальнем Востоке.

22. *Taphrina betulina* Rostr., Tidsskr. Skovbrug 6 : 246, 1883; *Exoascus betulinus* (Rostr.) Sadeb., 1893; *E. turgidus* Sadeb., 1884; *Taphrina turgida* (Sadeb.) Giesenh., 1895; *T. willeana* Svendsen, 1902; *T. lapponica* Juel, 1912; *T. lagerheimii* Palm, 1917; *T. splendens* Palm, 1917; *T. lata* Palm, 1917.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 21, 1 («*T. turgida*»); Sadebeck, 1893, Taf. II, fig. 7—11 («*Exoascus betulinus*», «*E. turgidus*»); Mix, 1949, p. 57, fig. 15, A, B; Henderson, 1954, fig. 8—10; Sałata, 1974, rys. 13, Tabl. IV, 2; Dennis, 1978, XV, d; Tanaka, 1988b, fig. 1—3, 4; Bacigálová, 1997a, fig. 1, 2 a, b, 3 a, b); Gjaerum, 2000, fig. 1.

Пораженные побеги формируют значительные «ведьмины метлы» подчас значительных размеров (иногда до 2 м в диам.), листья на укороченных и более тонких побегах весной желтоватые, иногда несколько расширенные, более или менее выпукло-вогнутые, позднее они чернеют по краям листьев и подсыхают; в некоторых случаях «ведьмины метлы» не формируются, листья несколько вздуваются, покрываясь бледно-желтыми пятнами; мицелий межклеточный, многолетний, зимующий в почках, а также в коре и древесине ветвей; сумчатый слой на верхней и нижней поверхности листьев в виде сплошного восковидного мучнистого налета; сумки цилиндрические, округлые или туповатые на вершине, $25-90 \times 10-25$ мкм; базальные клетки сидячие, широкие, несколько шире сумок, почти кубические, иногда с особыми крыловидными придатками, внедряющимися между клеток эпидермы, $10-30 \times 7-27$ мкм; аскоспоры различимы в сумке крайне редко, 4.5×6.5 мкм; бластоспоры заполняют все содержимое сумки, шаровидные или эллипсоидальные, $3.6-6.0 \times 2.0-4.5$ мкм (табл. IX, B; рис. 4, B).

Июнь (созревание спорангиев).

Типовой хозяин — *Betula pubescens* Ehr., Дания.

На Betulaceae: *Betula* spp.

Betula pubescens Ehrh. — Европ. ч. (Арханг., Белгор., Карелия, Коми, Курск., Лен., Моск., Мурман., Новгород.); *B. pendula* Roth — Европ. ч. (Карелия, Свердлов., Челябин.); *B. tortuosa* Ledeb. — Зап. Сибирь (Алт., Томск.).

— Европа (Великобритания, Грузия, Дания, Исландия, Литва, Норвегия, Польша, Словакия, Украина, Финляндия, Чехия, Швеция, Эстония); Азия (Казахстан, Киргизия, Япония); Сев. Амер. (Гренландия).

Морфогенетические процессы образования «ведьминых метел» на *Betula maximowicziana* Regel, вызываемые этим видом, исследовал Танака (Tanaka, 1988b). Весной на ранней стадии развития заболевания листья желтеют, покрываясь выпуклыми пятнами, которые, постепенно сливаясь, охватывают всю поверхность листьев. Эта стадия заболевания некоторыми

авторами расценивалась как симптомы, вызываемые другим самостоятельным видом *T. lapponica* Juel (Ячевский, 1926, и др.). Обильное формирование дочерних побегов на ветвях сопровождается укорочением междоузлий и стимуляцией роста базальных пазушных почек вследствие утраты под влиянием гриба апикального доминирования основного побега. Большинство добавочных больных побегов отмирает летом или осенью; их общая смертность за 3 последующих года достигает 96 %. На отдельных деревьях развивается до 30 метел. Из-за формирования большого количества метел дерево в целом страдает вследствие оттока питательных веществ к местам поражения грибом. Крупные разрастания побегов вместе с их отмершими прошлогодними частями являются подходящим местообитанием для множества мелких насекомых. Высота инфицированных деревьев меньше здоровых на 29—33 % (Синадский, 1973; Spanos, Woodward, 1994). Болезнь берез сопровождается уменьшением фотосинтеза и респирации листьев (Koike, Tanaka, 1986). Пораженные побеги восприимчивы к морозам, и многие из них могут отмирать в течение осени и зимы.

Необходимо отметить, что на березе симптомы «ведьминых метел» нередко вызывает также клещ *Eriophyes rudis*. Ветви метел, вызываемых клещом, более тонкие, листья почти нормальные, без заметных утолщений, а направление роста побегов не имеет отрицательной геотропии, которая свойственна ветвям в случае поражения их грибом.

В различных частях Европы данный вид зарегистрирован также на *Betula pana L.*, *B. aurata* Borkh., *B. intermedia* Thomas (Phillips, Burdekin, 1985).

На *Betula pubescens* описан вид *T. splendens* Palm, который рассматривается многими авторами в качестве самостоятельного вида (Ячевский, 1926; Mix, 1949, и др.). Этот вид отличается от *T. betulina* симптомами (не образует «ведьминых метел»), а также, судя по первоначальному описанию, более крупными размерами сумок ($50\text{—}96 \times 13\text{—}25$ мкм) и базальных клеток ($10\text{—}33 \times 10\text{—}26$ мкм). Позднее Герум (Gjaerum, 1964) выявил большую изменчивость в размерах спор у образцов, относимых к *T. splendens*, не без оснований предлагая рассматривать *T. splendens* в качестве синонима *T. betulina*.

Грибы на *Betula pubescens* и *B. pendula*, ранее рассматривавшиеся как самостоятельные виды: *T. turgida* и *T. betulina* s. str. (Sadebeck, 1893; Rostrup, 1890, Ячевский, 1926, и др.), практически не имеют различий по микроскопическим признакам. Кроме того, специализация этих форм прослеживается неотчетливо. Можно лишь отметить, что образцы *T. betulina*, собранные на *Betula pubescens*, отличаются от образцов с *Betula pendula* тем, что их базальные клетки имеют более правильную форму; они также несколько уже и длиннее, чем базальные клетки образцов с *B. pendula*.

23. *Taphrina carnea* Johanson, Öfvers. Kongl. Svensk. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 43. (1885) 1886; *Exoascus janus* F. Thomas, 1897; *Taphrina janus* (F. Thomas) Giesenh., 1901.

Икон.: Mix, 1949, p. 67, fig. 17, A—C; Sałata, 1974, rys. 11 A, tabl. III, 1,2.

Пятна на листьях выпукло-вогнутые, мясистые вследствие локальной гипертрофии тканей, желтые, розовые или красные, позднее чернеющие,

морщинистые, обычно занимающие незначительную часть листовых пластинок; *мицелий* межклеточный, многолетний; *сумчатый слой* на верхней и нижней стороне пятен в виде восковидного сероватого налета; *сумки* цилиндрические или продолговатые, иногда неправильные по очертаниям, округлые или тупые на вершине, часто сжатые соседними сумками, несколько расширенные при основании, $34-80 \times 12-30$ мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* различимы крайне редко, $5-6 \times 3.0-4.5$ мкм; *бластоспоры* заполняют все пространство сумки, разнообразные по форме и размерам: от округлых, эллипсоидальных до палочковидных, $3-6 \times 2-4$ мкм (табл. VIII, А; X, А, В; рис. 4, С).

Анаморфа — *Lalaria carnea* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Betula nana* L., Швеция.

На Betulaceae: *Betula* spp.

Betula fusca Pall. ex Georgi — Вост. Сибирь (Читин.); *B. humilis* Schrank — Европ. ч. (Карелия, Лен.); *B. nana* L. — Европ. ч. (Лен., Мурман.); Зап. Сибирь (Новосиб.); *B. pubescens* Ehrh. — Европ. ч. (Лен., Мурман., Новгород., Твер.); Кавказ (Дагестан); Зап. Сибирь (Новосиб., Томск.); Вост. Сибирь (Читин.).

— Европа (Грузия, Исландия, Норвегия, Польша, Украина, Финляндия, Швейцария, Швеция, Шпицберген); Сев. Амер. (Гренландия, Канада, США).

На *B. nana* L. характерное поражение, вызываемое этим видом, охватывает обычно целый лист, тогда как на других видах *Betula* только его часть. *T. carnea* наиболее близок виду *T. bacteriosperma*, в связи с чем некоторые авторы объединяют их в один вид (Gjærum, 1964).

24. *Taphrina nana* Johanson, Öfvers. Kongl. Svensk. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 34, (1885) 1886; *Exoascus nanus* (Johanson) Sacc., 1889; *Taphrina alpina* Johanson, 1887; *Exoascus alpinus* (Johanson) Sacc., 1889; *E. nanus* (Johanson) Sacc. var. *hyperborea* Juel, 1912.

Икон.: Mix, 1949, p. 63, fig. 16, A—C; Sałata, 1974, rys. 14.

Пораженные побеги и листья формируют «ведьмины метлы», при этом листья на деформированных побегах сморщиваются и желтеют без заметной гипертрофии; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в почках; *сумчатый слой* преимущественно на верхней поверхности листьев в виде беловатого налета; *сумки* короткоцилиндрические, округлые или тупые на вершине, $13-34(40) \times 4-15$ мкм; *базальные клетки* широкие, если они располагаются на поверхности эпидермы, или с крыловидными придатками, внедряющимися между эпидермальными клетками, $7-16 \times 8-20$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, часто почкующиеся, $3.5-6.0 \times 3.5-5.0$ мкм (табл. XI; рис. 4, D).

Анаморфа — *Lalaria nana* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Betula nana* L., Швеция.

На Betulaceae: *Betula* spp.

Betula nana L. — Европ. ч. (Карелия, Лен., Мурман.); *Betula ermanii* Cham. — Дальн. Восток (Камч.).

— Европа (Германия, Исландия, Норвегия, Польша, Швеция); Сев. Амер. (Канада, США).

В Карелии и Хибинах этот вид обнаруживается на гибридных формах между *B. tortuosa* Ledeb. и *B. nana* L. В Германии, Норвегии и Польше найден на *B. pendula* Roth.

T. nana, так же как и *T. betulina*, нередко на ранних стадиях развития проявляется на всех или нескольких листьях одного побега без формирования «ведьминых метел». Ранее такая ювенильная форма *T. nana* рассматривалась как самостоятельный вид — *T. alpina* Johanson. *T. nana* отличается от вида *T. betulina*, вызывающего аналогичные симптомы, более мелкими сумками. В Сев. Америке на аборигенных видах *Betula* встречается вид *Taphrina americana* Mix, который по размерам сумок занимает промежуточное положение между *T. betulina* и *T. nana*.

На *Carpinus*

25. *Taphrina carpini* (Rostr.) Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 41. (1885) 1886. — *Exoascus carpini* Rostr., 1881.

Икон.: Mix, 1949, p. 53, fig. 13 C; Henderson, 1954, fig. 6 a, b; Reid, 1969, Pl. 3, fig. 1; Salata, 1974, rys. 10, tabl. II, 1, 2; Dennis, 1978, XV, e; Bacigálová, 1992b, p. 299—301.

Пораженные побеги образуют «ведьмины метлы» в виде разросшихся деформированных укороченных и более тонких, чем обычно, ветвей, листья на которых желтеют, становятся выпукло-вогнутыми и гофрированными вследствие гипертрофии, с резко проявляющимся жилкованием; *мицелий* субкутикулярный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; *сумчатый слой* на нижней стороне листьев между жилками в виде серовато-белого восковидного налета; *сумки* цилиндрические, округлые на вершине, нередко несколько расширенные при основании, не внедряющиеся между клеток эпидермиса, лежащие на его поверхности, 17—32 × 9—15 мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые или эллипсоидальные, 5—7 × 3—4 мкм (табл. X, C; рис. 4, E).

Май—июль.

Типовой хозяин — *Carpinus betulus* L., Дания.

На Betulaceae: *Carpinus* spp.

Carpinus betulus L. — Кавказ (Ставроп.); *C. cordata* Blume — Дальн. Восток (Примор., заповедник «Кедровая падь»).

— Европа (Азербайджан, Армения, Беларусь, Великобритания, Грузия, Дания, Латвия, Норвегия, Польша, Словакия, Украина (Крым, Полтав., Приднестровье), Швеция. — Азия (Китай).

На Кавказе (Абхазия, Азербайджан, Армения) обнаружен также на *Carpinus orientalis* Mill. и *C. betulus* L. В Северной Америке на американских видах р. *Carpinus* развивается вид *Taphrina australis* (Atk.) Giesenh., 1895, отличающийся от *T. carpini* более крупными сумками (20—53 × 7—12 мкм).

На *Corylus*

(26). *Taphrina coryli* Nishida, Miyabe-Festschrift (Tokyo) : 168. 1911.

Икон.: Mix, 1949, p. 48, fig. 12, B.

Пятна на листьях желтоватые, округлые, сливающиеся, часто распространяющиеся по всей поверхности; нередко отмечается скручивание и вздутие листьев; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* на нижней поверхности листьев в виде беловатого налета; *сумки* цилиндрические, булавовидные, закругленные у вершины, $20-40 \times 8-12$ мкм; *базальные клетки* округлые или прямоугольные, несколько шире сумок, $10-20 \times 8-17$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые или эллипсоидальные, $4.0-6.5 \times 3.5-6.0$ мкм.

Типовые хозяева — *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv. и *C. rostrata* Ait. var. *sieboldii* Maxim., Япония.

На Betulaceae: *Corylus* spp.

Corylus heterophylla Fisch. ex Trautv., *C. sieboldiana* Maxim. — Азия (Япония); *C. californica* (DC.) Rose — Сев. Амер. (США).

В России не обнаружен. Может быть найден на *C. heterophylla* Fisch. ex Trautv. на Дальнем Востоке. Цитология и культуральные признаки данного вида исследованы Мартин (Martin, 1924, 1925).

На *Ostrya*

(27). *Taphrina ostryae* C. Massal., Bot. Centralbl. 34 : 389. 1888.

Икон.: Mix, 1949, p. 53, fig. 13, A.

Пятна на листьях округлые, многочисленные, бурые, слегка вдавленные, с более темной каймой; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* главным образом на нижней стороне листа в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* булавовидные округлые или туповатые на вершине, книзу суженные, $20-24 \times 12-14$ мкм; *базальные клетки*, расположенные между клеток эпидермы, несколько шире нижнего конца сумки, $7-10 \times 7-13$ мкм; *аскоспоры* шаровидные или эллипсоидальные по 8 в сумке, $4.5-5.0 \times 4.0-4.5$ мкм.

Типовой хозяин — *Ostrya carpinifolia* Scop., Италия.

На Betulaceae: *Ostrya* spp.

Ostrya carpinifolia Scop. — Европа (Австрия, Грузия — Абхазия, Италия).

В Сев. Америке на *Ostrya virginica* Willd. известен вид *Taphrina virginica* Seymour et Sadeb., 1895, отличающийся отсутствием базальных клеток и более крупными сумками ($20-46 \times 8-13$ мкм). В России *T. ostryae* может быть найден на хмелеграбе в местах его произрастания.

На Celtidaceae

(28). *Taphrina celtidis* Sadeb., Jahrb. Hamburg. Wissensch. Anst. 8 : 80. 1890. («*Taphrina celtis*»); *Exoascus aemiliae* Pass., 1890; *Exoascus celtidis* (Sadeb.) Sacc. 1892.

Икон.: Mix, 1949, p. 103, fig. 26, C.

Пятна на листьях округлой или неправильной формы, сероватые или коричневые, несколько утолщенные, проявляющиеся только на верхней стороне листьев; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* в виде сероватого или бурого налета на нижней поверхности листьев; *сумки* короткоцилиндрические, почти эллипсоидальные или булавовидные, иногда эллипсоидальные, округлые на вершине, $25-28 \times 10$ мкм; *базальные клетки* шире сумки, короткие, почти изодиаметрические, $7.3-10.5 \times 5.2-8.4$ мкм, не проникающие между клетками эпидермиса; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные, не почкующиеся, $3.0-3.5$ мкм в диам.

Типовой хозяин — *Celtis australis* L.

На *Celtidaceae*: *Celtis* spp.

Celtis australis L., *C. caucasica* Willd. — Европа (Грузия, Италия, Украина — Крым, Югославия); Азия (Казахстан, Туркмения, Узбекистан); Африка (Алжир).

На *Fagaceae*

29. *Taphrina caerulescens* (Mont. et Desm.) Tul., Ann. Sci. Nat., sér. 5. Bot. 5 : 127. 1866. — *Ascomyces caerulescens* Mont. et Desm., 1848; *Exoascus coeruleus* (Mont. et Desm.) Sadeb., 1884; *Ascomyces quercus* Cooke, 1878; *A. alutaceus* Thüm., 1880; *A. rubrobrunneus* Peck, 1887; *A. extensus* Peck, 1886; *Taphrina extensa* (Peck) Sacc., 1889; *T. alutacea* (Thüm.) Sacc., 1889; *T. quercus* (Cooke) Sacc. 1889; *T. rubrobrunnea* (Peck) Sacc., 1892; *T. caerulescens* (Mont. et Desm.) Schöt., 1897.

Икон.: Mix, 1949, p. 94, fig. 23, D—G, p. 96, fig. 24; Salata, 1974, rys. 20, tabl. VIII, 2; Nagao, Katumoto, 1998 fig. 1—12.

Пятна на листьях разнообразной формы и размера, чаще округлые или эллиптические $3-12 \times 3-7$ мм, несколько выпукло-вогнутые с верхней и вдавленные с нижней стороны, бурой окраски, нередко покрывающие всю поверхность листа и деформирующие полностью весь лист; *мицелий* межклеточный, однолетний; *сумчатый слой* обычно на нижней стороне листьев в виде восковидного мучнистого или сероватого налета; *сумки* булавовидные или цилиндрические, округлые на вершине, внизу суженные лопастевидные или корневидные придатки, более или менее глубоко внедряющиеся между клеток эпидермиса и значительно варьирующие по форме и размерам, $30-120 \times 11-34$ мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* различимы в сумке крайне редко, обычно они имеют шаровидную форму, 5.5 мкм в диам.; содержимое сумок заполнено многочисленными шаровидными, эллипсоидальными или палочковидными *бластоспорами*, варьирующими по размерам, $2-3(6) \times 1.0-2.0$ мкм (табл. II, A; рис. 4, F).

Анаморфы — *Lalaria caerulescens* Moore, 1990 и *L. coccinea* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Quercus* sp., Франция.

На *Fagaceae*: *Quercus* spp.

Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb. — Дальн. Восток (Примор.); *Q. robur* L. — Европ. ч. (Краснодар.); Кавказ (Дагестан).

— Европа (Австрия, Армения, Бельгия, Великобритания, Германия, Греция, Грузия, Дания, Ирландия, Норвегия, Польша, Румыния, Украина — Крым, Франция, Чехия, Швейцария, Швеция); Азия (Казахстан, Китай, КНДР, Япония); Сев. Амер. (Канада, США); Африка (Алжир, Марокко).

Видовой эпитет допускает двойное написание: *saerulescens* и *soerulescens* (синеющий), однако приоритетным является первое из них. Цитопатологические изменения, вызываемые этим видом гриба, развивающимся в тканях листьев *Quercus velutina* Lam., изучены с использованием методик световой и электронной микроскопии (Camp, Whittingham, 1974). Конидии инфицируют молодые листья в момент распускания почек; старые листья к инфекции устойчивы. Проникновение гриба осуществляется главным образом через устьица листьев (Taylor, Birdwell, 2000). Фитопатологическое значение болезни невелико, но в южных частях США наблюдались эпифитотии, приводившие к гибели некоторых деревьев в результате многократного отмирания листьев (Phillips, Burdekin, 1985). Культуральные и цитологические исследования этого вида проведены Мартин (Martin, 1925) и Нагао и Катумото (Nagao, Katumoto, 1998).

(30). *Taphrina kruchii* (Vuill.) Sacc., Syll. Fung. 10 : 68. 1892 — *Exoascus kruchii* Vuill., 1892.

Икон.: Mix, 1949, p. 103, fig 26, A.

На ветвях образуются «ведьмины метлы», характеризующиеся отрицательным геотропическим изгибом побегов; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в почках; *сумчатый слой* на нижней стороне листьев в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* цилиндрические или булавовидные, округлые на вершине, суженные книзу в небольшой лопастевидный придаток, 40—100 × 15—25 мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* обычно по 6—8 в сумке, но обнаруживаются достаточно редко, около 4 мкм в диам., окруженные многочисленными мелкими эллипсоидальными или палочковидными *бластоспорами* 2.5 × 2.0 мкм.

Типовой хозяин — *Quercus ilex* L., Италия.

На Fagaceae: *Quercus ilex* L.

Quercus ilex L. — Европа (Греция, Испания, Италия, Франция); Африка (Алжир).

В России может быть обнаружен в насаждениях дуба каменистого (*Quercus ilex* L.) на Черноморском побережье. По морфологии сумок и аскоспор данный вид практически не отличается от *T. saerulescens*. *T. kruchii* рассматривается в качестве самостоятельного на основе симптомов поражения, а также специализации.

На Rosaceae

31. *Taphrina amygdali* (Jacz.) Mix, Univ. Kansas Sci. Bull. 24 : 169. 1936. — *Exoascus amygdali* Jacz., 1926; *Taphrina amygdali* (Jacz.) Pidopl., 1977; *T. deformans* (Berk.) Tul. auct. p. p.

Икон.: Ячевский, 1926, с. 28.

Пораженные листья деформируются, приобретают желтоватую или красновато-оранжевую окраску; их поверхность становится волнистой, а края закручиваются по краям и гипертрофируются с характерными симптомами «курчавости»; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в почках и молодых побегах; *сумчатый слой* преимущественно на нижней стороне листьев в виде беловатого восковидного налета; *сумки* булавовидные, округлые на вершине, $24\text{—}30 \times 9\text{—}11$ мкм; *базальные клетки* несколько сужены к основанию, 11.0×8.3 мкм; *аскоспоры* по 4—8 в сумке, шаровидные, не почкующиеся, 3—4 мкм в диам. (табл. II, B).

Май—июль.

Типовой хозяин — *Amygdalus communis* L.

На Rosaceae: *Amygdalus* spp.

Amygdalus bucharica Korsh., *A. communis* L., *A. spinosissima* Bunge, *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky и др. — Европ. ч. (Примор.)

— Европа (Армения, Грузия, Италия, Швеция, Украина — Крым), Азия (Таджикистан, Туркмения, Узбекистан), Африка (Ливия), Сев. Амер.

Гриб, видовой статус которого впервые признан А. А. Ячевским, отличается от *T. deformans* размерами сумок, базальных клеток и спор. Несколько ранее была описана другая форма гриба на миндале (Campbell, 1925), отличающаяся от вида *T. amygdali* отсутствием базальных клеток и иными размерами спор. Микс (Mix, 1949) убедительно показал, что эта форма относится к *Taphrina deformans*. Анатомические исследования пораженных органов миндаля, произведенные в ряде работ, показали, что развитие заболевания во многом сходно с аналогичными процессами, происходящими при инфекции персика *Taphrina deformans* (Rathay, 1878; Campbell, 1925). Данный вид широко распространен в питомниках и садах Приморского края (Жуковская, Егорова, 1976).

32. *Taphrina bullata* (Berk. et Broome) Tul., Ann. Sci. Nat., ser. 5, Bot. 5 : 127, 1866. — *Oidium bullatum* Berk. et Broome, 1854; *Ascomyces bullatus* Berk., 1860; *Ascosporium bullatum* Berk., 1860; *Exoacus bullatus* (Berk. et Broome) Fuckel, 1873.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 21, 2; Mix, 1949 p. 103, fig. 26, E; Henderson, 1954 fig. 11, a—c; Salata, 1974, rys. 27, tabl. X, 1.

Пятна на листьях выпукло-вогнутые, мелкие, округлые 3—6(10) мм в диам., по краю листьев или вдоль средних жилок часто группирующиеся в цепочки, вначале желто-зеленые, позднее буреющие; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* беловатый, восковидный, располагающийся на нижней стороне листьев; *сумки* цилиндрические, булавовидные, в верхней части округлые, часто усеченные, $20\text{—}40 \times 9\text{—}15$ мкм; *базальные клетки* уже сумок, $8\text{—}18 \times 6\text{—}10$ мкм, некоторые глубоко врастают между клеток эпидермиса; *аскоспоры* шаровидные, по 8 в сумке, 4—5 мкм в диам., часто почкующиеся непосредственно в сумках (табл. III, A; рис. 4, G).

Типовой хозяин — *Pyrus communis* L., Великобритания.

На Rosaceae: *Pyrus* spp., *Chaenomeles japonica* Lindl.

Pyrus communis L. — Европ. ч. (Воронеж., Курск., Лен., Псков.).

— Европа (Азербайджан, Армения, Великобритания, Грузия, Дания, Норвегия, Польша, Украина, Швеция, Финляндия, Эстония); Азия (Китай, Япония); Сев. Амер. (Канада, США, Мексика).

Л. И. Васильева (1960) отмечает этот вид в Крыму на листьях мушмулы японской *Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl. По наблюдениям И. Рострупа (Rostrup, 1890) первичное заражение осуществляется весной от мицелия, локализованного в почках; в июле—августе споры вызывают вторичную инфекцию.

33. *Taphrina cerasi-microcarpae* (Kuschke) Laubert ap. Sorauer, Handb. Pflanzenkr. 2, 1 : 494. 1928. — *Exoascus cerasi-microcarpae* Kuschke, 1913.

Икон.: Mix, 1949, p. 129, fig. 32, A.

Пораженные плоды гипертрофируются и деформируются, образуя «кармашки» конической или цилиндрической формы, часто изогнутые на конце, до 2 см дл., при этом семя (косточка) недоразвивается; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; *сумчатый слой* на поверхности пораженных плодов в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* цилиндрические или булавовидные, округлые на вершине, 35—50 × 10—13 мкм; *базальные клетки* 5—7 мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, округлые или эллипсоидальные, нередко почкующиеся в сумке, 5.0—7.5 × 5.0—6.3 мкм.

Апрель—июль.

Типовой хозяин — *Cerasus microcarpa* (C.A. Mey.) Boiss., Азербайджан. На Rosaceae: *Cerasus* spp.

Cerasus tomentosa (Thunb.) Wall., *C. maximowiczii* (Rupr.) Kom. — Дальн. Восток (Примор.).

Cerasus microcarpa (C.A. Mey.) Boiss. — Европа (Азербайджан, Грузия); Азия (Китай, Туркмения, Япония). В Туркмении этот вид обычен на *C. microcarpa* в особенности во влажных и тенистых ущельях; гриб менее распространен на открытых пространствах.

(34). *Taphrina communis* (Sadeb.) Giesenh., Flora 81 : 353. 1895. — *Exsoascus communis* Sadeb., 1893; *Taphrina longpipes* G. F. Atk., 1894; *T. rhizipes* (G. F. Atk.) Giesenh., 1895; *T. mirabilis* (G. F. Atk.) Giesenh., 1895; *T. communis* (Sadeb.) E. Martin, 1925; *Exoascus pruni-subcordatae* Zeller, 1927.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. I, fig. 11—14; Ray, 1939, p. 71; Mix, 1949, p. 117, A—F.

Поражаются преимущественно плоды, которые деформируются, несколько гипертрофируются, изгибаются, внутри плодов образуются полости вследствие недоразвития косточек («кармашки»), иногда отмечается скручивание листьев и изгибание ветвей без образования «ведьминых метел»; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей и в почках; *сумчатый слой* на поверхности пораженных плодов в виде мучнистого налета; *сумки* цилиндрические, булавовидные, округлые на вершине, 27—83 × 5—13 мкм; характерно присутствие удлиненных сумок (до 116 мкм), возвышающихся над поверхностью сумчатого слоя и примерно вдвое превышающих размеры остальных сумок; *базальные*

клетки несколько уже сумок, $26-56 \times 3-12$ мкм; аскоспоры округлые или эллипсоидальные, $4-7 \times 3.5-5.5$ мкм.

Анаморфа — *Lalaria communis*, Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Prunus americana* Marsh., США.

На Rosaceae: *Prunus* spp. — Сев. Амер. (Канада, США, Мексика).

Вид может быть найден на севере Дальнего Востока на диких видах *Prunus* американского происхождения. Культуральные и цитологические исследования этого вида проведены Э. Мартин (Martin, 1925).

(35). *Taphrina confusa* (G. F. Atk.) Giesenh., Flora 81 : 353. 1895. — *Exoascus confusus* G. F. Atk., 1894 [non *E. confusus* Jacz., 1901 (later homon.) = *E. jaczewskii* (Palm) Jacz.]; *E. cecidomophilus* Atk., 1894; *Taphrina cecidomophila* (Atk.) Giesenh., 1898; *Exoascus unilateralis* Peck, 1898; *Taphrina unilateralis* (Peck) Laubert, 1928; *T. unilateralis* (Peck) Mix, 1936.

Икон.: Mix, 1949, p. 136, fig. 34, E—H.

Поражаются плоды и все части цветков, в результате семена (косточки) недоразвиваются, а на их месте в деформированных плодах образуются полости — «кармашки»; мицелий межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме; сумчатый слой на поверхности пораженных плодов, а также на частях цветков в виде восковидного мучнистого налета; сумки булаво-видные, округлые на вершине, $23-53 \times 7-13$ мкм; базальные клетки изменчивые по размерам и очертаниям, $6-27 \times 5-13$ мкм; аскоспоры по 8 в сумке, округлые, $4-7 \times 3.5-6.0$ мкм.

Анаморфа — *Lalaria confusa* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Prunus virginiana* L., США.

На Rosaceae: *Prunus* spp.

Prunus alabamensis Mohr, *P. virginiana* L. — Европа (Финляндия, Швейцария); Сев. Амер. (Канада, США).

36. *Taphrina crataegi* Sadeb., Jahrb. Hamburg. Wissensch. Anst. 8 : 61. 1890; *Exoascus crataegi* (Sadeb.) Sacc., 1892; *Exoascus bullatus* (Berk. et Broome) Fuckel, 1873; *Exoascus crataegi* (Fuckel) Sadeb., 1893.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. I, fig. 8, 9; Mix, 1949, p. 108, fig. 27, E; Henderson, 1954, fig. 12 a, b; Sałata, 1974, rys. 26.

Пораженные листья скручиваются по краям, гипертрофируются, при этом отмечается покраснение тканей; поражение нередко охватывает также побеги, несущие листья, и чашелистики, изредка наблюдается также формирование «ведьминых метел»; мицелий межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; сумчатый слой обычно на нижней поверхности листьев и чашелистиков в виде беловатого восковидного налета; сумки цилиндрические, булабовидные, округлые или тупые на вершине, $20-26 \times 8-12$ мкм; базальные клетки плоские, располагаются на поверхности эпидермы, $6-13 \times 6-15$ мкм; аскоспоры по 8 в сумке, шаровидные, $4.0-5.5 \times 3.5-4.5$ мкм (табл. III, C; рис. 4, H).

Май—июнь.

Типовой хозяин — *Crataegus oxyacantha* L. (= *C. curvisepala* Lindm.), Дания.

На Rosaceae: *Crataegus* spp.

Crataegus sanguinea Pall. — Европ. ч. (Смол.).

— Европа (Армения, Великобритания, Грузия, Дания, Ирландия, Латвия, Литва, Молдова, Норвегия, Польша, Украина, Швеция).

Данный вид первоначально включался в состав *T. bullata*, но затем выделен из него на основе опытов по перекрестному заражению, а также в связи с некоторыми отличиями в размерах сумок (Sadebeck, 1891).

37. *Taphrina deformans* (Berk.) Tul., Ann. Sci. Nat., ser. 5, Bot. 5 : 128. 1866. — *Ascomyces deformans* Berk., 1860; *Ascosporium deformans* Berk., 1860; *Exoascus deformans* (Berk.) Fuckel a *persicae* Fuckel, 1870.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 21, 7; Mix, 1949, p. 123, fig. 31 E, F, G; Henderson, 1954, fig. 15 a, b; Kramer, 1960, fig. 82—111; Salata, 1974; rys. 32, tabl. XII, 2; Dennis, 1978, XIV, a; Booth, 1981a, set. 72, N 711.

Пораженные листья претерпевают деформацию, гипертрофию, скручивание и преждевременное засыхание («курчавость»); отдельные участки листьев имеют желтоватую или красноватую окраску; деформируются также побеги, развитие которых задерживается, и листья на них располагаются значительно гуще, чем обычно, образуя розетки; сами побеги искривляются, утолщаются и приобретают желтоватый цвет; в более редких случаях поражаются также плоды, которые недоразвиваются и деформируются; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в почковых чешуях и коре молодых побегов; *сумчатый слой* на нижней поверхности листьев в виде беловатого, восковидного налета; *сумки* непогруженные, поверхностные, цилиндрические или булавовидные с округлой или несколько усеченной вершиной, 19—26 × 6—12 мкм; каждая сумка содержит 4—8 спор, чаще 8; *базальные клетки* короткие, суженные к основанию, 6—11 × 6—9 мкм; *аскоспоры* 3—7 мкм, бесцветные, почкующиеся прямо в сумке; *бластоспоры* 2.5—6.0 × 4—5 мкм (рис. 5, А).

Июнь—июль.

Анаморфа — *Lalaria deformans* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Persica vulgaris* Mill., Великобритания.

На Rosaceae: *Persica* spp.

Persica vulgaris Mill. — Европ. ч. (Астрах., Краснодар.); Кавказ (Сев. Осет.); Дальн. Восток (Примор.).

— Европа (Азербайджан, Армения, Великобритания, Грузия, Дания, Норвегия, Украина, Швеция); Азия (Индия, Иран, Казахстан, Киргизия, Китай, КНДР, Непал, Пакистан, Таджикистан, Туркмения, Япония); Сев. Амер.; Южн. Амер.; Африка (Зимбабве, Кения, ЮАР); Австралия.

Taphrina deformans является одним из наиболее полно изученных видов тафриновых. Изучены развитие мицелия в тканях, паразито-хозяинные отношения, гистопатологические преобразования пораженных тканей (Knowles, 1887, Derschau, 1897, Fitzpatrick, 1934; Исмаилов, 1952; Marte, Gargiulo, 1972, Syrop, 1975 a, b; Lorenz, 1976), а также кариология и цитология возбудителя (Dangeard, 1895; Ikeno, 1903; Mix, 1935; Martin, 1940; Kramer, 1960; Syrop, Beckett, 1972, 1976). Свидетельства о характере инфекционного процесса многочисленны, но противоречивы. Одни авторы описывают

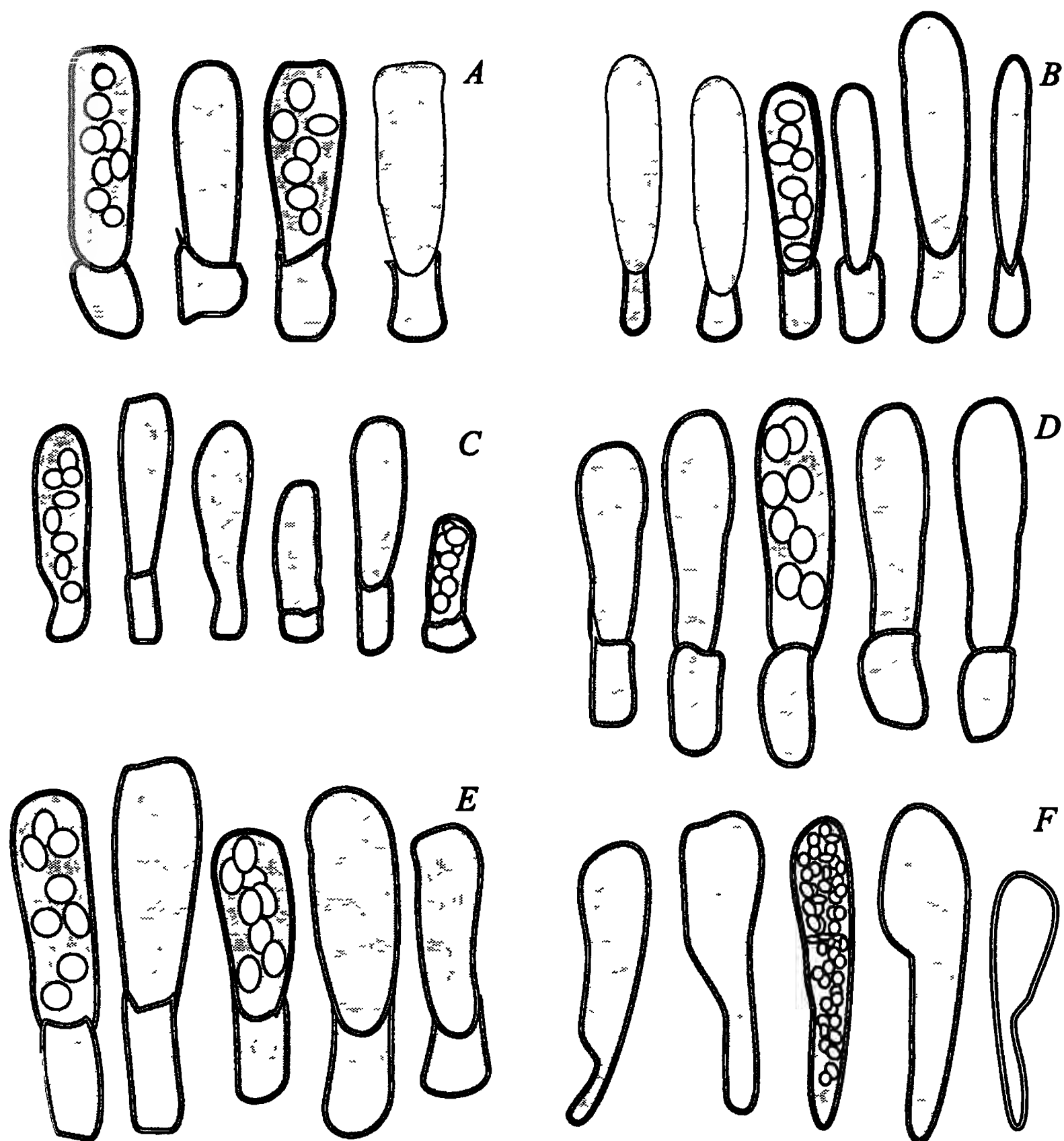


Рис. 5. Сумки видов Taphrinales.

A — *Taphrina deformans*; B — *T. insititiae*; C — *T. mume*; D — *T. padi*; E — *T. pruni*; F — *T. tormentillae*. × 700.

многолетний, зимующий мицелий (Campbell, 1925; Schneider, 1986), тогда как другие полагают, что инфекция каждый раз осуществляется заново через нижний эпидермис листьев (Fitzpatrick, 1934; Mix, 1935; Martin, 1940; Matsuyama, Misawa, 1962; Caporali, 1964, a, b). Возможно, что в разных климатических зонах инфекция происходит по-разному. Обычно мицелий, распространяясь по тканям и клеткам, не повреждает кутикулярный слой и целлюлозные клеточные стенки хозяина (Schneider, Dargent, 1977), однако имеются свидетельства и о повреждении клеточных стенок путем секреции ферментов, разрушающих полисахариды (Bassi et al., 1984).

Имеются данные о существовании в пределах вида физиологических рас. Установлено, что развитию *T. deformans* способствуют холодная погода и высокая влажность в начале весны, задерживающие развитие молодых

листьев, удлиняющие период активности гриба и дающие возможность спорам осуществлять инфекцию (Yarwood, 1941).

38. *Taphrina insititiae* (Sadeb.) Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 33. (1885) 1886. — *Exoascus insititiae* Sadeb., 1884.

Икон.: Mix, 1949, p. 114, fig. 28, A—E; Sałata, 1974, rys. 33, A, B, tabl. XI, 2.

Пораженные побеги разрастаются, вызывая образование «ведьминых метел», листья волнистые, гофрированные; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; *сумчатый слой* обычно на нижней стороне листьев в виде серого или беловатого налета; *сумки* булавовидные, цилиндрические, обычно округлые на вершине, реже заостренные, $25\text{—}30 \times 8\text{—}10$ мкм; *базальные клетки* короткие, чаще заостренные у основания, реже с плоским основанием, $6\text{—}8 \times 7\text{—}10$ мкм, вклинивающиеся между клеток эпидермиса; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, $3.5\text{—}4.0$ мкм, иногда почкующиеся (табл. XIII, B; рис. 5, B).

Типовой хозяин — *Prunus insititia* L., Дания.

На Rosaceae: *Prunus* spp.

Prunus domestica L. — Европ. ч. (Лен.).

— Европа (Армения, Грузия, Дания, Норвегия, Польша, Украина, Швеция); Азия (Турция, Япония).

Микс (Mix, 1949), Герум (Gjaerum, 2000) и некоторые другие авторы рассматривают *T. insititiae* синонимом *T. pruni*. Подобная точка зрения не принята, в частности Салатой (Sałata, 1974), который разделяет их на два самостоятельных вида на основе различий в размерах и форме сумок: у *T. insititiae* они шире и короче. Многие свидетельства о нахождении *T. pruni*, сделанные на основе симптомов поражения сливы без микроскопического анализа возбудителя, относятся к *T. insititiae*.

39. *Taphrina mume* Nishida, Miyabe-Festschrift (Tokyo) : 195. 1911; *T. deformans* (Berk.) Fuckel var. *armeniaca* Ikeno, 1903; *T. armeniaca* Georgescu et Badea, 1938.

Икон.: Mix, 1949, p. 123, fig. 31, C, D; Sałata, 1974, rys. 31 («*T. armeniaca*»).

Пораженные листья и веточки скручиваются и гипертрофируются, приобретают бледно-зеленую, иногда белесую или слабо-розоватую окраску; изредка отмечается образование «ведьминых метел»; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; *сумчатый слой* на обеих сторонах листьев в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* цилиндрические, булавовидные, округлые или скошенные на вершине, $20\text{—}33(48) \times 8\text{—}13(18)$; *базальные клетки* короткие, почти изодиаметрические, несколько шире сумок, $7\text{—}15 \times 7\text{—}13$ мкм; иногда *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* округлые, шаровидные, эллипсоидальные, по 8 в сумке, $4\text{—}6(8) \times 3\text{—}5$ мкм, иногда почкующиеся (табл. III, B; рис. 5, C).

Типовые хозяева — *Prunus mume* Sieb. et Zucc. (= *Armeniaca mandshurica* (Maxim.) Skvorts.) и *P. armeniaca* L. var. *anzu* Maxim., Япония.

На Rosaceae: *Armeniaca* spp.

Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts. — Дальн. Восток (Примор.).

— Европа (Беларусь, Румыния, Сербия: Украина); Азия (Китай, КНДР, Япония); Африка (ЮАР), Австрал. (Нов. Зеландия).

О. Н. Юганова (1970) отмечает, что в условиях юга Украины гриб (как *T. armeniasae*) вызывает поражение отдельных почек побегов. В результате развивающийся из инфицированной почки побег отличается укороченностью междоузлий, деформированные листья с сильно укороченными черешками отходят почти от самой ветки; деформируются практически все листья побега, кроме самых нижних. В Крыму заболевание абрикоса на плодовых участках носит подчас характер эпифитотии, поражая все деревья, причем на одном дереве развивается от 25 до 50 и даже до 100 кустов «ведьминых метел» (Исиков, 1978).

40. *Taphrina padi* (Jacz.) Mix, Trans. Kans. Acad. Sci. 50 : 81, 1947. — *Taphrina pruni* (Fuckel) Tul. var. *padi* Jacz., 1926; *T. pruni* auct. p. p.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 21, 9; рис. 24 («*T. pruni*»); Mix, 1949, p. 139, fig. 35 A; Henderson, 1954, fig. 17 a, b; Sałata, 1974, rys. 30, tab. XII, 1; Watling, 1987, fig. 1.

Пораженные плоды гипертрофируются и деформируются, образуя «кармашки» 2—3 см длиной конической или цилиндрической формы, часто заостренные и загнутые на конце; реже отмечается одновременное поражение листьев и побегов; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме; *сумчатый слой* на поверхности пораженных органов в виде беловатого налета; *сумки* цилиндрические, иногда булавовидные, округлые на вершине, 50—60 × 25—52 мкм; *базальные клетки* цилиндрические, суженные внизу, 10—22 × 8—12 мкм; *аскоспоры* шаровидные 4—5 мкм в диам., почкующиеся в сумке (табл. XII, A; рис. 5, D).

Типовой хозяин — *Padus avium* Mill., Россия.

На Rosaceae: *Padus* spp.

Padus avium Mill. — Европ. ч. (Воронеж., Карелия, Курск., Лен., Моск., Мурман., Смол.); Зап. Сибирь (Новосиб., Томск.). *P. asiatica* Kom., *P. maackii* (Rupr.) Kom., *P. ssiori* (Fr. Schmidt) Schneid. — Дальн. Восток (Примор., Сахал. — о. Итуруп);

— Европа (Великобритания, Германия, Дания, Норвегия, Польша, Финляндия, Швеция); Азия (Индия, Казахстан, Киргизия).

T. padi наиболее близок по морфологии к *T. pruni*, в связи с чем ряд авторов рассматривает их как один вид. Однако базальные клетки *T. padi* более широкие (10—22 × 8—12 мкм), чем у *T. pruni* (5—12 × 4—13 мкм). Кроме того, *T. padi*, в отличие от *T. pruni*, никогда не инфицирует побеги и другие вегетативные органы. Была детально исследована патологическая анатомия пораженных плодов (Entwistle, 1995). Галлообразование сопровождается значительными преобразованиями перикарпа и цветоложа. В Западной Сибири болезнь отличается особой вредоносностью, в отдельные годы полностью уничтожая завязи цветков черемухи (Миловидова, Мелехина, 1972).

41. *Taphrina pruni* (Fuckel) Tul., Ann. Sci. Nat., sér. 5, Bot. 5 : 129, 1866. — *Exoascus pruni* Fuckel, 1860; *E. rostrupianus* Sadeb., 1893; *Taphrina rostrupiana* (Sadeb.) Giesenh., 1895; *T. pruni* (Fuckel) Tul. var. *divaricata* Jacz., 1926; *T. pruni* (Fuckel) Tul. var. *ussuriensis* Jacz., 1926.

Икон.: Потебня, 1915, рис. 21, 8; рис. 24, 25; Sadebeck, 1893, Taf. I, fig. 15—17; («*Exoascus rostrupianus*»); Mix, 1949, p. 114, fig. 28, A—E; Henderson, 1954, fig. 14 a, b; Аблакатова, 1965, рис. 10; Sałata, 1974, rys. 29A, Tabl. X, 2; XI, 1; Dennis, 1978, XIV, d; Booth, 1981b, set 72, N 713. Breitenbach, Kränzlin, 1984. Vol. 1, N 129.

Поражаются плоды, которые гипертрофируются, несколько удлиняются и изгибаются на конце, при этом одна из сторон плода выглядит более сжатой и более светло окрашенной, чем у здоровых плодов; семя (косточка) не развивается, в результате чего внутри плодов образуются пустоты («кармашки») 4—6 см длиной; отмечается также искривление и укорочение ветвей, скручивание, пожелтение и покраснение листьев; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в паренхиме ветвей; *сумчатый слой* располагается на поверхности пораженных плодов в виде восковидного грязновато-серого мучнистого налета; *сумки* булабовидные, или почти цилиндрические, суживающиеся к основанию, не внедряющиеся между клеток эпидермы, округлые на вершине, $27—53 \times 5—17$ мкм; *базальные клетки* цилиндрические, узкие, длинные, $15—21 \times 4—13$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, шаровидные или эллипсоидальные, $4—6 \times 3—6$ мкм, почкующиеся в сумке с образованием многочисленных округлых *бластоспор*, обычно вдвое меньших аскоспор (табл. XII, B; рис. 5, E).

Типовой хозяин — *Prunus domestica* L.

На Rosaceae: *Prunus* spp.

Prunus domestica L., *P. spinosa* L. — Европ. ч. (во всех районах произрастания хозяев); *P. ussuriensis* Koval. et Kostina — Дальн. Восток (Еврейск., Примор., Сахал., Хабар.).

— Европа (во всех районах произрастания хозяев); Азия (Иран, Казахстан, Киргизия, Китай; КНДР, Туркмения, Узбекистан, Япония); Африка (ЮАР); Сев. Амер. (Канада, США); Австрал. (Нов. Зеландия).

Довольно подробно исследованы патологические преобразования пораженных органов, вызываемые данным видом (Bary, 1865; Smith, 1894; Akai, 1939a), а также цитология гриба и процессы спорообразования в тканях (Ikeno, 1903; Juel, 1921, Eftimiū, 1927). В частности, описано формирование дикариотического состояния мицелия, кариогамия, редукционное деление диплоидного ядра в сумках с двумя последующими митотическими делениями ядер. С. Ю. Шембель (1915), отмечая этот вид в Астраханской губернии, выявил на плодах *Prunus spinosa* L. сопутствующие ему виды гифомицетов: *Cladosporium exoasci* Lind и *Trichothecium roseum* Link. А. А. Ячевский (1926, с. 38) на алыче (*Prunus divaricata* Ledeb.) и уссурийской сливе (*P. ussuriensis* Koval. et Kostina) выделил две разновидности *T. pruni* var. *divaricata* Jacz. и *T. pruni* var. *ussuriensis* Jacz. Однако морфологические отличия этих разновидностей от образцов *T. pruni* на сливе несущественны. Заболевание слив появляется периодически в запущенных садах с чрезмерно густыми посадками деревьев.

(42). *Taphrina sorbi* (Jacz.) Mix, Univ. Kansas Sci. Bull. 24, 10 : 175. 1936. — *Exoascus sorbi* Jacz., 1926.

Икон.: Mix, 1949, p. 108, fig. 27 C.

Пятна на деформированных скрученных листьях мелкие, округлые с расплывчатыми коричневыми границами; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* преимущественно на нижней стороне листьев в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* цилиндрические, округлые или туповатые на вершине, $20-40 \times 10-13$ мкм; *базальные клетки* несколько шире сумок, $5-7 \times 10-15$ мкм; *аскоспоры* почти шаровидные, по 8 в сумке, $4-5 \times 4.0-4.5$ мкм; *бластоспоры* 3.7×1.8 мкм.

Типовой хозяин — *Sorbus torminalis* (L.) Crantz, Грузия (Кахетия).

На Rosaceae: *Sorbus torminalis* (L.) Crantz.

Sorbus torminalis (L.) Crantz. — Европа (Грузия); Азия (Япония). В Японии обнаружен на *Sorbus alnifolia* (Siebold) et Zucc.) C. Koch.

43. *Taphrina tormentillae* Rostr., Bot. Tidsskr. 14 : 239. 1885; *T. potentillae* (Farl.) Johanson (1885) 1886; *Exoascus deformans* (Berk.) Fuckel var. *potentillae* Farl., 1879 (nom. nud.); *Exoascus deformans* (Berk.) Fuckel var. *potentillae* Farl., 1883; *Exoascus potentillae* (Farl.) Sacc., 1889; *Magnusiella potentillae* (Farl.) Sadeb., 1893.

Икон.: Mix, 1949, p. 108, fig. 27, F. («*T. potentillae*»); Henderson, 1954, fig. 13, a, b; Salata, 1974, rys. 25 («*T. potentillae*»); Dennis, 1978, XIV, c; Bacigálová, 1992a, fig. 1—7.

Пятна утолщенные на гипертрофированных участках тканей листьев и стеблей желтого или красновато-коричневого цвета, позднее буреющие, округлые или неправильные; *мицелий* межклеточный, субэпидермальный; *сумчатый слой* на верхней и нижней поверхности пораженных органов в виде восковидного сероватого налета; *сумки* удлинённые, цилиндрические, закругленные в верхней части, книзу суживающиеся в корневидную ножку, вклинивающуюся между эпидермальных клеток, $28-55 \times 8-15$ мкм; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* по 8 в сумке, эллипсоидальные, $5-7 \times 6$ мкм, часто почкующиеся в сумке в овальные *бластоспоры*, $2.5-3.5$ мкм в диам. (табл. XII, С; рис. 5, F).

Типовой хозяин — *Tormentilla erecta* L. [= *Potentilla erecta* (L.) Raeusch.], Дания.

На Rosaceae: *Oreogalum*, *Potentilla*, *Geum* spp.

Potentilla erecta (L.) Raeusch. — Европ. ч. (Лен., Смол., Новгород).

— Европа (Великобритания, Германия, Грузия — Абхазия, Дания, Италия, Норвегия, Польша, Румыния, Словакия, Украина, Финляндия, Франция, Чехия, Швеция); Азия (Япония); Сев. Амер. (США).

В Татрах (Словакия) данный вид был обнаружен на *Oreogalum montanum* (L.) E. Golubk. (= *Parageum montanum* L. Nakai et Hara) на выс. 1700—1900 м над ур. м. (Bacigálová, 1992a). Она же исследовала развитие гриба в тканях растений.

Ранее данный вид являлся типом для рода *Magnusiella* на том основании, что его аскогенные клетки формировались не в виде сплошного сумчатого слоя, а пучками на концах ответвлений гиф (Sadebeck, 1893).

44. *Taphrina wiesneri* (Ráthay) Mix, Trans. Kansas Acad. Sci. 57 : 64, 1954. — *Exoascus wiesneri* Ráthay, 1880; *Exoascus deformans* (Berk.) Fuckel β *cerasi* Fuckel, 1870; *Taphrina cerasi* (Fuckel) Sadeb., 1890; *Exoascus cerasi*

(Fuckel) Sadeb., 1893; *Taphrina minor* Sadeb., 1890; *Exoascus minor* (Sadeb.) Sacc., 1892; *Taphrina gilgii* Henn. et Lindau, 1893; *Exoascus pruni-acidae* Jacz., 1926; *Taphrina pruni-acidae* (Jacz.) Mix, 1936.

Икон.: Sadebeck, 1893, Taf. II, fig. 1—6 («*Exoascus minor*»); Потебня, 1915, рис. 21, 4, 5 («*T. cerasi*», «*T. minor*»), рис. 22; Henderson, 1954, fig. 16 a, b; Salata, 1974, rys. 34 A; tabl. XI—XII, 1, 2; Booth, 1981c, set 72, N 712; Gjaerum, 2000, fig. 2.

Пораженные побеги формируют объемистые густые «ведьмины метлы» в виде разросшихся кустистых, тесно расположенных деформированных тонких ветвей, причем в местах поражений может появляться до 100 и более дополнительных побочных побегов, несущих желто-красные, обычно скрученные, не гипертрофированные листья, опадающие раньше здоровых; на пораженных побегах не образуется цветков; в некоторых случаях симптомы проявляются лишь в незначительном скручивании листьев, которые остаются гладкими или слегка волнистыми, загнутыми внутрь по краям; *мицелий* субкутикулярный, межклеточный, многолетний, зимующий в почках, а также в коре и древесине ветвей; *сумчатый слой* развивается преимущественно на нижней стороне листьев в виде беловатого или серого налета; *сумки* булавовидные, округлые на вершине, $21—51 \times 6—13$ мкм, плотно прижатые друг к другу; *базальные* клетки нерасширенные, трапециевидные, располагающиеся на поверхности эпидермы, $8—16 \times 5—6$ мкм; *аскоспоры* по 8 в сумке, эллипсоидальные или округлые, $4—6 \times 3—4$ мкм, часто почкующиеся (рис. 6, D).

Анаморфа — *Lalaria cerasi* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Cerasus avium* (L.) Moench, Австрия.

На Rosaceae: *Cerasus*, *Prunus* spp.

Cerasus avium (L.) Moench — Европ. ч. (Астрах., Курск., Лен., Тамбов., Тат., Тульск.); *C. maximoviczii* (Rupr.) Kom. — Дальн. Восток (Примор.); *Prunus spinosa* L. — Европ. ч. (Белгор.).

— Европа (Азербайджан, Армения, Беларусь, Великобритания, Германия, Дания, Литва, Норвегия, Польша, Украина, Финляндия, Швеция, Эстония); Азия (Казахстан, Китай, КНДР, Япония); Африка (ЮАР); Сев. Амер. (США); Австрал. (Австрал., Нов. Зеландия).

В фитопатологической литературе вид чаще известен как *T. cerasi*. В США и на западе Канады на диких вишнях аналогичные симптомы вызывает вид *Taphrina flectans*. От *T. wiesneri* он отличается более короткими и широкими сумками и, по-видимому, представляет собою географический вариант *T. wiesneri*. Оптимальная температура для прорастания аскоспор *T. wiesneri* составляет $20—25$ °C, но они могут прорасти и расти при температурах $10—30$ °C. В культуре этого вида выявлен цитокинин и исследована динамика его образования (Barthe, Bular, 1974; Johnston, Trione 1974).

На Salicaceae (*Populus* spp.)

45. *Taphrina johansonii* Sadeb., Jahrb. Hamb. Wiss. Anst. 8 : 90. 1890; *Exoascus johansonii* (Sadeb.) Sadeb., 1895; *E. aureus* [Pers.] Sadeb., 1884 p. p; *Taphrina rhizophora* Johanson, 1887 p. p; *T. aurea* auct. p. p.

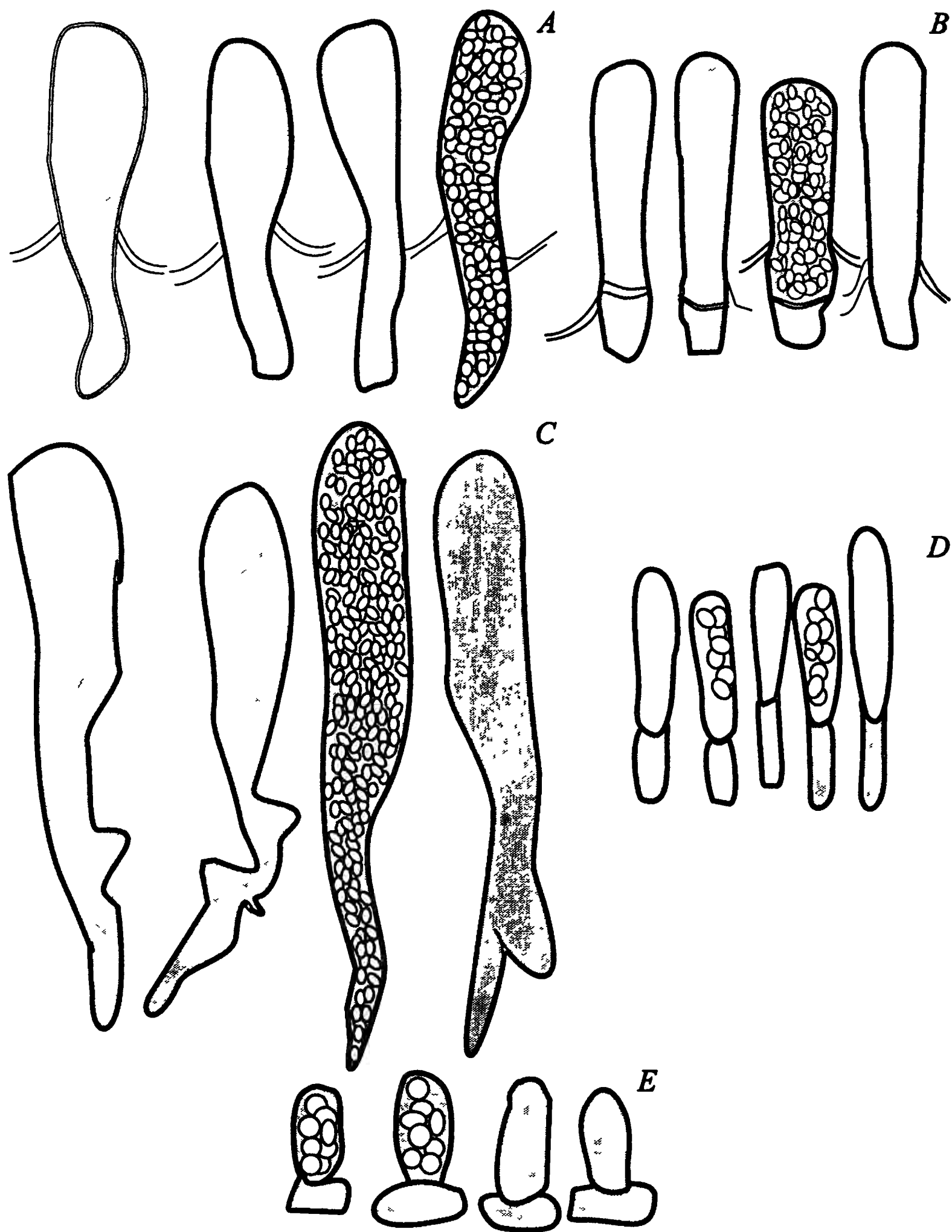


Рис. 6. Сумки видов Taphrinales.

A — *Taphrina johansonii*; *B* — *T. populina*; *C* — *T. rhizophora*; *D* — *T. wiesneri*; *E* — *T. ulmi*. $\times 700$.

Икон.: Mix, 1949, p. 49, fig. 11, A—E; Henderson, 1954, fig. 2 a, b; Sařata, 1974, rys. 23; Dennis, 1978, XIV, f; Breitenbach, Kränzlin, 1984. Vol. 1, N 128.

Поражаются отдельные цветки или плодики в женских сережках, которые приобретают желто-зеленый цвет и значительно гипертрофируются; мицелий межклеточный, многолетний, зимующий в почках; сумчатый слой

на поверхности женских цветков в виде восковидного золотистого налета; сумки булабовидные или цилиндрические, $60\text{—}160 \times 12\text{—}25$ мкм, на вершине незначительно округленные или туповатые, в нижней части утончающиеся в несколько искривленную ножку $4\text{—}10$ мкм в диам., которая на половину или третью часть сумки погружена между клеток эпидермы; базальные клетки отсутствуют; аскоспоры сразу после формирования почкуются и вследствие этого плохо различимы, $4\text{—}7 \times 4\text{—}6$ мкм; бластоспоры многочисленные, разнообразные по форме — эллипсоидальные, цилиндрические, веретеновидные $4\text{—}6(10) \times 1.5\text{—}4.0$ мкм, заполняющие всю полость сумки (рис. 6, А).

Май—июнь.

Анаморфа — *Lalaria johansonii* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Populus tremula* L., Дания.

На Salicaceae: *Populus* spp.

Populus tremula L. — Европ. ч. (Лен.).

— Европа (Болгария, Великобритания, Грузия, Дания, Норвегия, Польша, Словакия, Финляндия, Швейцария, Швеция); Азия (Таджикистан, Япония); Африка (ЮАР); Сев. Амер. (Канада, США).

Сережки поражаются во время цветения, при этом инфицируются только отдельные цветки соцветия. Ущерб, наносимый паразитом, по-видимому, незначителен. Спорообразование, кариология и цитология этого вида изучены Икено (Ikeno, 1903) и Мартин (Martin, 1925).

46. *Taphrina populina* (Fr.: Fr.) Fr., Syst. Mycol. 3 : 520, 1832; [= *Erineum aureum* Pers., Synops. meth. fung., 1801 : 700]; *Taphria populina aurea* (Pers.) Fr., Observ. mycol., pars 1 : 217. 1815; *Ascomyces aureus* [Pers.] Magn., 1875; *Taphrina aurea* [Pers.] Tul., 1866; *Exoascus aureus* [Pers.] Sadeb., 1884; *E. populi* Thüm., 1874; *E. flavo-aureus* Cocc., 1894; *Taphrina flavo-aurea* (Cocc.) Jacz., 1926; *T. flavo-aurea* (Cocc.) Laubert ap. Sorauer, 1928.

Икон.: Fries, 1818, pl. VIII, fig. 3 («*Taphria aurea*»); Sadebeck, 1893, Taf. III, fig. 9—12 («*T. aurea*»); Mix, 1949, p. 38, fig. 7, A—E; Henderson, 1954, fig. 1 a, b; Salata, 1974, rys. 21, tabl. IX, 1; Dennis, 1978, XIV, b; Bacigálová, 1994b, fig. 1—4.

Пятна на нижней стороне листьев пузыревидные, выпукло-вогнутые вследствие локальной гипертрофии тканей, золотисто-желтые, округлые, чаще мелкие ($5\text{—}10$ мм в диам.), но иногда сливающиеся и занимающие половину или даже большую часть пластинки листа; мицелий межклеточный, однолетний; сумчатый слой преимущественно на нижней, вдавленной стороне пятен в виде восковидного мучнистого налета; сумки изменчивые по форме, чаще цилиндрические, булабовидные, утончающиеся книзу и закругленные в верхней части, внедряющиеся между клеток эпидермы, $50\text{—}88 \times 18\text{—}27$ мкм; базальные клетки разнообразные по форме, но чаще почти треугольные, округлые или крыловидные, $4\text{—}27 \times 8\text{—}17$ мкм, вклинивающиеся между клеток эпидермы, нередко септы между базальными клетками и сумками отсутствуют; аскоспоры округлые, $4.0\text{—}6.5 \times 4.5\text{—}5.0$ мкм, редко различимы в сумке, поскольку быстро почкуются; бластоспоры обычно округлые, $2\text{—}3 \times 1.5\text{—}2.5$ мкм, иногда среди них различимы палочковидные мелкие споровые формы, 2×1 мкм (табл. III, Д; рис. 6, В).

Июнь—октябрь.

Анаморфа — *Lalaria populina* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Populus nigra* L.

На Salicaceae: *Populus* spp.

Populus balsamifera L. — Европ. ч. (Лен., Курск., Орл.); *P. koreana* Rehd. — Дальн. Восток (Примор.); *P. maximoviczii* A. Henry — Дальн. Восток (Примор.); *P. nigra* L. — Европ. ч. (Лен., Моск., Перм., Ростов., Рязанск., Тульск., Челяб.); Зап. Сибирь (Омск.). *P. tremula* — Европ. ч. (Лен., Челяб.).

— Европа (Армения, Беларусь, Болгария Великобритания, Грузия, Дания, Латвия, Литва, Нидерланды, Норвегия, Румыния, Словакия, Украина, Швеция, Финляндия, Эстония); Азия (Индия, Индонезия, Казахстан, Киргизия, Китай, Пакистан, Узбекистан, Япония); Сев. Амер.; Южн. Амер.; Африка (ЮАР); Австрал.

Гриб в литературе чаще известен как *T. aurea* Fr. Видовой эпитет «aurea» был использован Фрисом в его ранней работе *Observationes Mycologicae* [«*Taphria populina aurea*»] (Fries, 1815, p. 217). Однако его более поздняя работа «*Systema mycologicum*» (Fries, 1832, p. 520), в которой вид был именован как «*Taphrina populina*», имеет приоритет перед другими, в том числе и более ранними работами. Сообщение о нахождении *Taphrina populina* на *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skvorts. (Коваль, 1972) является ошибочным и относится к ржавчинному грибу. *T. populi* — довольно часто встречающийся вид, более интенсивно поражающий тополя из группы *Nigra*. Во многих образцах в сумчатом слое базальные клетки отсутствуют, по-видимому, вследствие раннего лизиса перегородок между ними и сумками, так что этот признак для вида не является стабильным и не связан со специализацией гриба.

Гриб зимует в почковых чешуях и весной во влажную погоду при распускании почек инфицирует молодые побеги.

47. *Taphrina rhizophora* Johanson, Bihang Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 13, Afd. III, 4 : 18. 1887. — *Exoascus rhizophorus* (Johans.) Sadeb., 1895; *E. aureus* [Pers.] Sadeb., 1884 p. p; *Taphrina aurea* auct. p. p.

Икон.: Mix, 1949, p. 48, fig. 12, A; Sařata, 1974, rys. 22.

Поражаются отдельные цветки и плодики в женских сережках, которые гипертрофируются и приобретают золотисто-желтый цвет; *сумчатый слой* на поверхности пораженных органов в виде восковидного беловато-золотистого налета; *мицелий* межклеточный, многолетний, зимующий в почках; *сумки* с желтыми глобулами, удлиненные, булавовидные, 110—200 × 20—30 мкм; суженные книзу, переходящие в корневидный, часто вильчато разветвленный придаток 3—6 мкм в диам., глубоко внедряющийся (на 40—80 мкм) между клеток эпидермиса; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* шаровидные или широкоэллипсоидальные, 4 мкм в диам, редко различимые в сумке, поскольку быстро почкуются с образованием *блестоспор*, 3.5—5.0 × 3—4 мкм (рис. 6, С).

Май—июнь.

Типовой хозяин — *Populus alba* L., Швеция.

На Salicaceae: *Populus alba* L.

Populus alba L. — Европ. ч. (Лен.).

Европа (Великобритания, Венгрия, Германия, Грузия, Литва, Польша, Украина, Швейцария, Швеция); Азия (Япония); Африка (Алжир); Сев. Амер. (США).

Данный вид весьма близок к *T. johansonii* и нередко рассматривается в качестве синонима последнего (см.: Mix, 1954; Henderson, 1954). От *T. johansonii* вид отличается более крупными сумками с более узкими корневидными придатками, глубоко вклинивающимися между клеток эпидермиса, а также специализацией гриба к *P. alba* L.

На Saxifragaceae

(48). *Taphrina bergeniae* Döbbeler, Sydowia 31, 1—6 : 30. 1978 (1979).

Икон.: Döbbeler, 1978(1979), S. 32—33(1—13).

Пятна на одной или обеих сторонах гипертрофированных листьев, часто заполняющие всю их поверхность, светло-зеленые; *мицелий* субкутикулярный, септированный, без гаусториев; *сумки* цилиндрические, угловатые с тупой усеченной вершиной, 25—34(37) × 9—12 мкм, располагающиеся по поверхности эпидермы; *базальные клетки* отсутствуют; *аскоспоры* по 8 в сумке, эллипсоидальные, 4—6 × 3—4 мкм, гладкие, часто почкующиеся; *бластоспоры* мельче, 3—7(8) × 1.5—3.0 мкм, бесцветные, варьирующие по форме от эллипсоидальных до палочковидных.

Май—июль.

Типовой хозяин — *Bergenia cordifolia* (Haw.) Sternb. × *crassifolia* (cult.), Германия, Мюнхенский ботанический сад.

На Saxifragaceae: *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch — Европа (Германия, Норвегия, Финляндия).

Единственный представитель рода *Taphrina* на растении сем. Saxifragaceae. Может быть обнаружен на видах *Bergenia* России.

На Ulmaceae

49. *Taphrina ulmi* (Fuckel) Johanson, Öfvers. Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandl. 42, 1 : 43, (1885)1886. — *Exoascus ulmi* Fuckel, 1873; *E. campestris* Sacc., 1882.

Икон.: Mix, 1949, p. 103, fig. 26 B; Kramer, 1960, fig. 54—81; Sałata, 1974, rys. 24, tabl. IX, 2; Gjaerum, 1967, p. 106, 107; Muthappa, 1969, fig. 1—5.

Пятна на листьях сначала желтоватые, затем серовато-коричневые, позднее чернеющие, округлые или угловатые, мелкие, 0.5—2.0 см в диам., иногда несколько выпукло-вогнутые, часто сливающиеся в более крупные зоны; некротические зоны часто выпадают, делая лист как бы перфорированным; *мицелий* субкутикулярный, однолетний; *сумчатый слой* обычно на нижней стороне листьев, редко на верхней в виде восковидного мучнистого налета; *сумки* короткоцилиндрические или почти эллипсоидальные, округлые на вершине, 10—29 × 7—15 мкм; *базальные клетки* широкие,

15—20 × 8—11 мкм; *аскоспоры* обычно по 8 в сумке, реже по 4, шаровидные, 3—5 × 3—6 мкм, *бластоспоры* в сумках не образуются, но на пораженных листьях иногда наблюдаются в большом количестве почкующиеся дрожжевидные клетки 3—8 мкм диам. (табл. XII, D; рис. 6, E).

Июль—сентябрь.

Анаморфа — *Lalaria ulmi* Moore, 1990.

Типовой хозяин — *Ulmus campestris* L. [= *U. minor* Mill.].

На Ulmaceae: *Ulmus* spp.

Ulmus minor Mill. — Европ. ч. (Лен., Саратов., Тульск.); Кавказ (Дагестан).

Ulmus glabra Huds., *U. laevis* Pall. — Европа (Австрия, Великобритания, Германия, Грузия, Дания, Италия, Литва, Нидерланды, Норвегия, Польша, Румыния, Украина — Крым, Финляндия, Швеция, Чехия, Эстония); Азия (Казахстан, Киргизия, Узбекистан). На *U. americana* L., *U. alata* Michx., *U. fulva* Michx. — Сев. Амер. (Канада, США).

T. ulmi имеет самые мелкие сумки среди видов рода *Taphrina*, паразитирующих на цветковых. При этом сумки на поверхности листьев не образуют сплошного слоя. В Крыму *T. ulmi* довольно вредоносен, вызывая деформацию побегов деревьев в молодых насаждениях вяза (Исиков, 1978). Кариология гриба исследована Крамером (Kramer, 1960), установившим, что гаплоидное число хромосом у этого вида равно 2. У данного вида отмечено своеобразное почкование аскоспор в сумках с образованием бластоспор. Последние располагаются непосредственно на поверхности сумок после прободения их оболочек в ходе почкования аскоспор (Muthappa, 1969).

Порядок *PROTOMYCETALES* Gäum.

Die Pilze, S. 107. 1964. emend. Luttrell ex D. Hawksw. et O. Eriksson, Systema Ascomycetum. 1986. Vol. 5. P. 182. — **ПРОТОМИЦИЕВЫЕ.**

Лит.: Büren, 1915; 1922; Reddy, Kramer, 1975; Salata, 1979; Сидорова, 1991.

Паразиты высших растений, вызывающие поражения в виде мелких галлов и пятен на стеблях, листьях и черешках (редко на плодах). *Мицелий* межклеточный, септированный, многоядерный, диплоидный. Аскомы отсутствуют. В тканях растений или в субэпидермальном слое на мицелии интеркалярно или терминально формируются шаровидные с толстостенными, часто орнаментированными оболочками, *аскогенные клетки*, или «хламидоспоры», прорастающие сразу либо после некоторого периода покоя с образованием *синасков* («споровых мешков», или «везикул»), либо без таковых. Многочисленные одноядерные аскоспоры («эндоспоры») образуются в *синасках* или прямо в аскогенных клетках в результате мейотических делений диплоидных ядер; после своего высвобождения аскоспоры часто группируются в пары и конъюгируют, формируя диплоидный мицелий, инфицирующий растения. В условиях искусственного культивирования аскоспоры интенсивно почкуются в дрожжевидных колониях с образованием бластоспор.

Типовое семейство — *Protomycetaceae* Unger ex J. Schröt.

В порядке *Protomycetales* одно семейство — *Protomycetaceae*.

Сравнительно недавно в составе порядка *Protomycetales* рассматривалось также и второе монотипное семейство — *Mixiaceae* C. L. Kramer, 1987 с единственным представителем *Mixia osmundae* (Nishida) C. L. Kramer, 1958, паразитирующим на ваях папоротников рода *Osmunda* (сем. *Osmundaceae* — *Pteridopyta*). Род *Mixia* первоначально включался в состав семейства *Protomycetaceae*, поскольку *Mixia osmundae* образует на мицелии крупные многоядерные клетки, впоследствии дифференцирующиеся в синаски с эндогенными спорами (Kramer, 1958). Однако наличие колумеллы, сходной с колумеллой мукоровых и расположенной в синаске, отделенном от базальной клетки перегородкой, специфическая локализация мицелия непосредственно в клеточных стенках растений, а также обитание вида на папоротниках свидетельствуют об отсутствии тесного родства этого рода с семейством *Protomycetaceae*. Впоследствии филогенетическая связь этого семейства с ржавчинными грибами и базидиальными дрожжами была обоснована японскими микологами с использованием молекулярных и ультраструктурных данных (Sugiyama, Nishida, 1994; Nishida et al., 1995; Sugiyama, 1998).

Симптомы. Протомициевые заражают стебли, листья, плоды и цветки растений. При их инфицировании нередко наблюдается гипертрофия тканей с образованием мелких вздутий (галлов); обычны также пятнистости на листьях. Инфекция обычно локальная, но *Protomyces macrosporus* на кориандре при системном характере поражения вызывает значительные преобразования цветков и почек, сопровождающихся гипертрофией и гиперплазией пораженных тканей с полным ингибированием процессов плодоношения (Pavgi, Mukhopadhyay, 1970).

Мицелий. Мицелий протомициевых межклеточный, септированный, многоядерный. В растении мицелий разрастается по тканям, не проникая в сосуды ксилемы, обычно концентрируясь вокруг проводящих пучков. В клеточных стенках мицелия хитин не выявлен. Они содержат глюкан и маннан и сходны, таким образом, с клеточными стенками некоторых аскомицетных дрожжей (Valadon et al., 1962). Виды порядка *Protomycetales* могут быть дифференцированы от видов *Taphrinales* путем анализа мицелия на наличие каротиноидов, свойственных протомициевым грибам (Valadon, 1964).

Аскогенные клетки (хламидоспоры). Аскогенные клетки формируются на мицелии либо интеркалярно, либо терминально. Они имеют толстую (до 5—7 мкм) желтоватую оболочку с бесцветным содержимым. Иногда от взаимного давления они принимают многогранную форму. В молодых аскогенных клетках осуществляется кариогамия, в результате которой образуются диплоидные (материнские) ядра. При прорастании аскогенных клеток диплоидные ядра претерпевают мейоз. При этом каждое диплоидное ядро делится дважды, образуя тетраду гаплоидных ядер, являющихся гомологом сумки, но лишенных ограничивающих сумку оболочек. В результате гаплоидные ядра в значительном количестве располагаются в цитоплазме синаски, который представляет собой, таким образом, ценоцитную

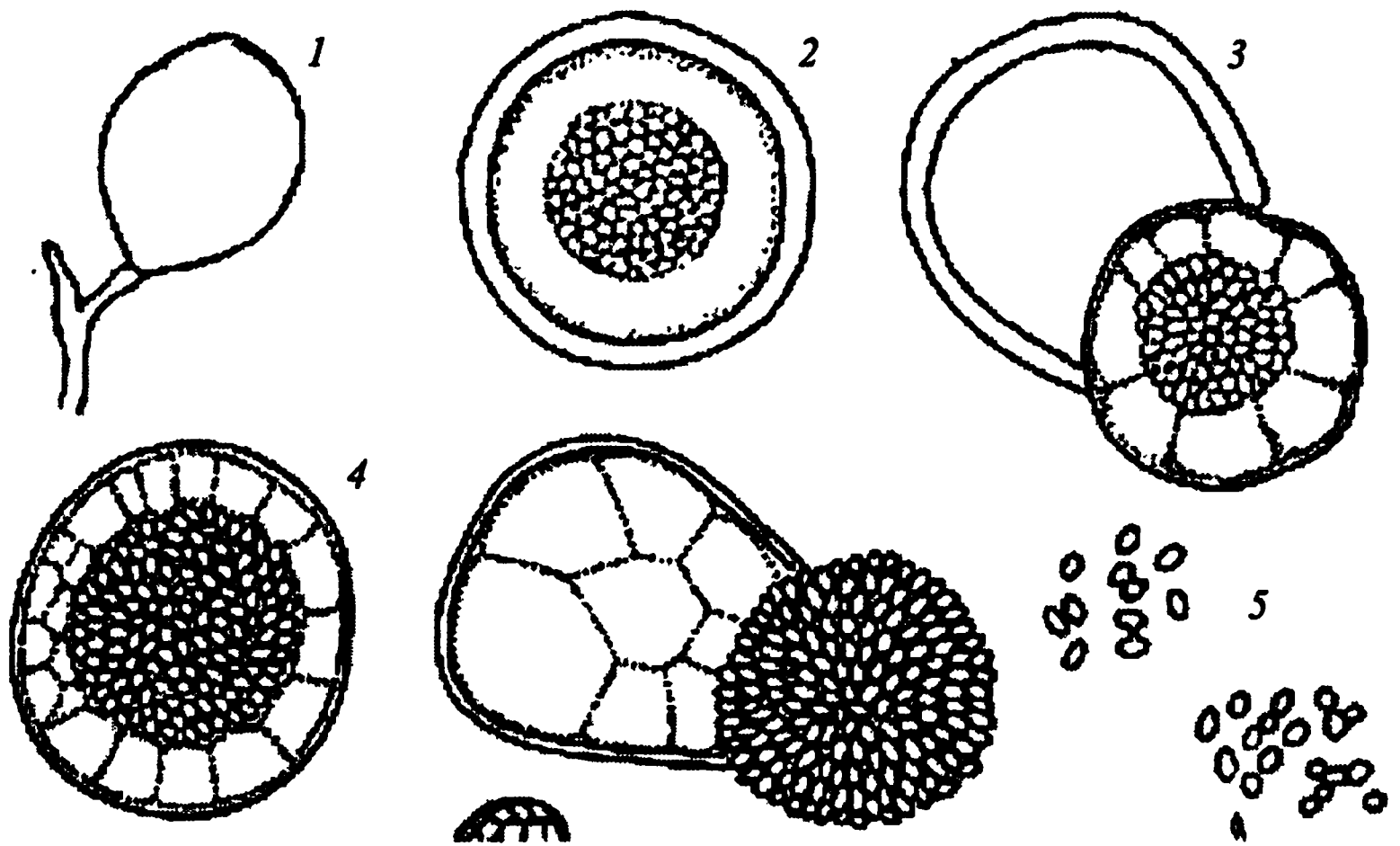


Рис. 7. Цикл развития *Protomyces macrosporus*.

1 — апикальное образование аскогенной клетки (хламидоспоры); 2 — сформированная аскогенная клетка; 3 — прорастание аскогенной клетки с образованием синаска; 4 — сформированный синаск с эндоспорами (аскоспорами) и их высвобождение; 5 — аскоспоры.

структуру. Гаплоидные ядра обычно локализуются в периферическом слое цитоплазмы синасков (Büren, 1915, 1922; Pavgi, Mukhopadhyay, 1970) (рис. 7).

Синаски (везикулы). У видов родов *Protomyces*, *Protomycopsis*, *Volkartia* при созревании аскогенных клеток осуществляется разрыв оболочки аскогенной клетки, а ее содержимое, одетое эластичным слоем оболочки, формирует пузыревидную структуру — синаск. Синаск — сложная сумка, каждый участок цитоплазмы которой с ядром, делящимся мейотически, представляет собою отдельную сумку, лишенную клеточных стенок. При созревании аскоспор обычно на вершине синаска имеет место разрыв его клеточных стенок и высвобождение аскоспор. У видов родов *Taphridium* и *Vigenia* синаск не формируется, и аскоспоры, бесцветные, варьирующие по размерам, формируются непосредственно внутри аскогенных клеток.

Аскоспоры бесцветные, разной длины. Инфекции предшествует слияние аскоспор и слияние их ядер, что свидетельствует о наличии у протомициевых гетероталлизма. Подобное слияние аскоспор или происходящих от них мицелиальных клеток осуществляется на поверхности растения. В итоге диплоидный мицелий внедряется внутрь тканей растений обычно через клеточные стенки эпидермиса. В культуральных условиях аскоспоры почкуются наподобие других дрожжеподобных организмов.

Бластоспоры. Образуются только в культуре путем интенсивного почкования. Эта стадия неизвестна в природе.

Происхождение и положение в системе. Существуют многообразные точки зрения на происхождение порядка *Protomycetales* и его положение

в системе грибов. В связи с этим весьма разнообразна и терминология, используемая авторами при обозначении структур протомициевых. В том случае, если порядок относили к классу *Phycomycetes* (Fitzpatrick, 1930; Bessey, 1950), многоядерное сферическое тело, образующееся при прорастании хламидоспоры, именовали спорангием. Гойман (Gäumann, 1949) относил протомицеты к аскомицетному порядку *Taphrinales*, но использовал термин спорангий. В системе грибов Аркса (Arx, 1984, 1987), в которой порядок *Protomycetales* (вместе с порядками *Endomycetales* и *Taphrinales*) рассматривается в составе класса *Endomycetes*, сферические тела именуются везикулами, или споровыми мешками (*spore sacs*), а аскоспоры — эндоспорами. Аскогенные клетки, образующиеся на мицелии гриба, ряд авторов именует хламидоспорами (Курсанов, 1940; Kreisel, 1969; Sałata, 1979; Бызова, Васягина, 1981, и др.). Своеобразие синаска как характерной черты жизненного цикла протомициевых нашло отражение в системе Латтрелла (Luttrell, 1951). В этой системе порядок *Protomycetales* отнесен к самостоятельному классу *Synascomycetes*, независимому от класса *Hemiascomycetes*, в состав которого включен порядок *Taphrinales*. Еще ранее А. А. Ячевский (1913) в своей системе грибов выделил самостоятельную группу *Mesomycetes* Jacz., промежуточную между фикомицетами и микомицетами (настоящими грибами), отнеся к этой группе среди прочих также роды *Protomyces sensu lato* и *Taphridium*. Д. К. Зеров (1972), принимая разделение класса аскомицетов на два подкласса — *Protoascomycetidae* и *Euascomycetidae*, относил к первому из них порядок *Protomycetales* (наряду с порядками *Endomycetales* и *Spermophthorales*). Представители подкласса *Protoascomycetidae* характеризуются отсутствием плодовых тел и простым строением сумок, развивающихся непосредственно из зиготы без аскогенных гиф.

В большинстве систем грибов подчеркивается родство порядков *Protomycetales* и *Taphrinales* с аскомицетами (например, рассматриваются в составе класса *Hemiascomycetes*) (Barr, 1983, и др.). В связи с этим сферическое тело (везикула) чаще всего именуется синаском. Прорастающие аскогенные клетки рассматриваются как сложные сумки, поскольку в них осуществляется мейоз, а затем и образование эндогенных спор, как и в сумках остальных аскомицетов. Уместно отметить, что кариология и смена ядерных фаз в циклах развития у видов *Protomycetales* еще нуждаются в дополнительных исследованиях.

В системе эвкариотов Кавалир-Смита (Cavalier-Smith, 1998) протомициевые включены вместе с тафриновыми в состав класса *Taphrinomycetes*, входящего в филум (отдел) *Ascomycota*. Такая же точка зрения разделяется и в ряде других современных систем аскомицетов (Hawskworth et al., 1995; Eriksson, Winka, 1997; 1998; Kirk et al., 2001).

В тексте настоящего Определителя для обозначения структур, последовательно возникающих в процессе жизненного цикла протомициевых, мы используем термины аскогенные клетки, синаски и аскоспоры (см. словарь терминов, с. 125). Аскогенные клетки с плотной, обычно светло-коричневой оболочкой, образующиеся в тканях растений, также часто именуются просто спорами.

Семейство PROTOMYCETACEAE Unger ex J. Schröt.

In Engler, Prantl, Natürlichen Pflanzenfam. 1, 1 : 147. 1894; [«Protomyceae» S. F. Gray, 1821 p. p.]; De Bary in Sacc., Syll. Fung., 17 : 317. 1905.

Паразиты на Apiaceae и Asteraceae. В тканях растений или в субэпидермальном слое на мицелии формируются *аскогенные клетки*, прорастающие либо сразу, либо после периода покоя с образованием *синасков*, либо без таковых. Одноядерные *аскоспоры* образуются в *синасках* или прямо в аскогенных клетках в результате мейоза; после высвобождения аскоспоры группируются в пары и конъюгируют, образуя диплоидный мицелий, инфицирующий растения. В условиях *in vitro* аскоспоры почкуются в дрожжевидных колониях с образованием бластоспор.

В семействе описано 5 родов и более 20 видов.

Типовой род — *Protomyces* Unger, 1833.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Аскогенные клетки формируются единым упорядоченным слоем под эпидермисом 4
- Аскогенные клетки формируются неупорядоченно, диффузно в тканях 2
2. Аскогенные клетки образуют аскоспоры без периода покоя; синаски при этом не формируются. На Apiaceae 1. *Burenia*.
- Аскогенные клетки перед формированием аскоспор требуют периода покоя, после чего образуются синаски, в которых дифференцируются аскоспоры 3
- 3(2). Аскогенные клетки, образующиеся на мицелии интеркалярно, гладкоспоровые 2. *Protomyces*.
- Аскогенные клетки, образующиеся на мицелии терминально, обладают шероховатой клеточной стенкой по крайней мере на начальной стадии их дифференциации 3. *Protomycopsis*.
- 4(1). Аскоспоры образуются внутри аскогенных клеток; синаски не формируются 4. *Taphridium*.
- Аскоспоры образуются либо внутри аскогенных клеток, либо внутри синасков, которые формируются постоянно 5. *Volkartia*.

(1). Род *Burenia* M. S. Reddy et C. L. Kramer

Mycotaxon 3, 1 : 10. 1975; *Protomyces* auct. p. p.; *Taphridium* auct. p. p.

Лит.: Reddy, Kramer, 1975; Sałata, 1979; Döbbeler, 1995.

На стеблях и листьях образуются небольшие вздутия (мелкие галлы); *аскогенные клетки*, формирующиеся диффузно, и интеркалярно в тканях, шаровидные или широкоэллипсоидальные, светло-коричневые, буроватые, с гладкой тонкостенной (до 3 мкм) оболочкой; прорастание аскогенных клеток осуществляется вскоре после их образования (без периода покоя);

аскоспоры дифференцируются непосредственно внутри аскогенных клеток без образования синасков.

Тип рода — *Burenia cicutae* (Lindr.) M. S. Reddy et C. L. Kramer, 1975 — *Taphridium cicutae* Lindr., 1904.

Паразиты на листьях и стеблях видов *Apiaceae*. Род *Burenia* обоснован в результате объединения двух видов, ранее относимых к родам *Protomyces* и *Taphridium* (Reddy, Kramer, 1975). Для этого рода характерно прорастание аскогенных клеток без периода покоя и без образования синасков. Аскогенные клетки видов рода *Burenia* значительно тоньше аскогенных клеток других родов *Protomycetales*. В роде описано 3 вида.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

Паразиты на видах рода *Cicuta*; аскогенные клетки $55 (37—73) \times 63 (37—100)$ мкм (1) *B. cicutae*.
— Паразиты на видах *Apium*, *Daucus*, *Sium*; аскогенные клетки мельче $40 (60—70)$ мкм в диам. (2) *B. inundata*.

(1). *Burenia cicutae* (Lindr.) M. S. Reddy et C. L. Kramer, *Mycotaxon* 3, 1 : 11. 1975 (as «*cicuta*»). — *Taphridium cicutae* Lindr., 1904; *Protomyces cicutae* (Lindr.) Arx, 1981.

Икон.: Lindroth, 1904, S. 7; Reddy, Kramer, 1975, fig. 8—11.

Пятна и небольшие вздутия при основании или по всей длине черешков, округлые, эллиптические или продолговатые, вначале бледно-зеленоватые, затем светло-коричневые и черноватые; аскогенные клетки тонокостенные шаровидные или эллипсоидальные, $55(37)—74 \times 63(37—100)$ мкм; аскоспоры $4—7 \times 1—2$ мкм.

Типовой хозяин — *Cicuta virosa* L., Финляндия.

На *Apiaceae*: *Cicuta* spp.

Cicuta virosa L. — Европа (Финляндия).

(2). *Burenia inundata* (P. A. Dang.) M. S. Reddy et C. L. Kramer, *Mycotaxon* 3, 1 : 12. 1975. — *Protomyces inundatus* P. A. Dang., 1906; *Protomyces helosciadii* Phillips, 1883 (nom. nud.); *Taphridium inundatum* (P. A. Dang.) Büren, 1915.

Икон.: Reddy, Krämer, 1975, fig. 12—16; Ellis, Ellis, 1987, pl. 131, N 1359.

Небольшие по размерам галлы ($0.1—0.2$ см в диам.), округлые, располагающиеся на листьях, черешках и реже стеблях; аскогенные клетки шаровидные или почти шаровидные, $(40)60—70$ мкм в диам., светло-коричневые, тонокостенные, с оболочкой до 3 мкм толщ., высвобождающиеся из тканей растений в результате разрыва эпидермиса галлов; аскоспоры, $3.5—4.5 \times 3.0$ мкм обычно формируются внутри аскогенных клеток, которые прорастают без периода покоя; после своего высвобождения аскоспоры группируются в пары.

Июль—октябрь.

Типовой хозяин — *Apium nodiflorum* (L.) Lag., Франция.

На *Apiaceae*: *Apium*, *Daucus*, *Sium* spp.

— Европа (Великобритания, Германия, Франция, Швейцария).

Цикл развития гриба и его кариология была исследована в ряде работ (Valadon et al., 1962; Ahmad, 1973 a, b; Venitt et al., 1968), в частности изучены процессы конъюгации спор гриба. В результате этих исследований показано, что *B. inundata* обладает простым биполярным гетероталлизмом: после прорастания аскогенных клеток слияние аскоспор происходит только в том случае, если они относятся к противоположным типам спаривания. Только образующиеся в результате такого слияния диплоидные клетки способны заражать растение. Определение ДНК в ядрах показало, что мейоз происходит в аскогенных клетках, а внутритканевый мицелий диплоиден.

2. Род *Protomyces* Unger

Exanth. Pfl., Wien, 1833. S. 341; *Physoderma* Wallr., 1833. p. p.

Лит.: Büren, 1915, 1922; Reddy, Kramer, 1975; Salata, 1979.

На пораженных стеблях, листьях, цветках, черешках и плодах формируются мелкие галлы с гладкой поверхностью, обычно приуроченные к жилкам инфицированных органов; мицелий развивается межклеточно в глубине тканей галлов, где интеркалярно образуются *аскогенные клетки* (хламидоспоры), варьирующие по размерам, с гладкой бесцветной или желтовато-коричневой оболочкой, прорастающие после периода покоя в *синаски*; многочисленные гаплоидные споры дифференцируются из спорогенной многоядерной протоплазмы и располагаются по периферии синасков вблизи от их стенок; *аскоспоры* перед прорастанием и инфицированием растений копулируют.

Паразиты на представителях *Asteraceae* и *Apiaceae*.

Описано около 20 видов, из которых в России известно 3.

Тип рода — *Protomyces macrosporus* Unger, 1833.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|--|-------------------------------------|
| 1. На видах семейства <i>Apiaceae</i> | 6. <i>P. macrosporus</i> . |
| — На видах семейства <i>Asteraceae</i> | 2 |
| 2. На <i>Ambrosia</i> | (3). <i>P. grandisporus</i> . |
| — На <i>Bidens</i> | (4). <i>P. gravidus</i> . |
| — На <i>Crepis</i> | 3 |
| — На <i>Galinsoga</i> | (1). <i>P. burenianus</i> . |
| — На <i>Matricaria</i> | 7. <i>P. matricariae</i> . |
| — На <i>Taraxacum</i> | 8. <i>P. pachydermus</i> . |
| 3. Вдоль жилок листьев небольшие мелкие вздутия. На <i>Crepis paludosa</i> | (2). <i>P. crepidis-paludosae</i> . |
| — На стеблях и черешках крупные галлы (Дальний Восток) | 5. <i>P. inouyei</i> . |

(1). **Protomyces burenianus** Buhr, *Phytopath. Zeitschr.* 15 : 405. 1949;
P. wodzickoi Szulcz, 1951.

Икон.: Reddy, Kramer, 1975, fig. 21—24; Sałata, 1979, tabl. I, 3.

На стеблях, реже листьях, а также иногда на корнях формируются довольно твердые округлые галлы до 0.5 см выс., располагающиеся чаще вдоль жилок; *аскогенные клетки* от шаровидных до широкоэллипсоидальных, $(35)54(70) \times (45) 58(80)$ мкм, светло-желтые или буроватые, со светло-коричневой гладкой оболочкой 2.5—6.0 мкм толщ.

Типовой хозяин — *Galinsoga parviflora* Cav., Германия.

На Asteraceae: *Galinsoga* spp.

— Европа (Германия, Польша, Швейцария).

(2). **Protomyces crepidis-paludosae** Büren, *Beitr. Krypt.—Fl. Schweiz* 5, 3 : 58. 1922; *Protomyces crepidis* Büren, 1915 p. p. [non *Protomyces crepidis* (Jaap) Sacc. et Trott. 1913].

Икон.: Sałata, 1979, p. 32, tabl. II, 2.

На стеблях, реже листьях, а также иногда на корнях формируются мелкие округлые вздутия 0.1—0.3 см выс., располагающиеся чаще вдоль жилок; *аскогенные клетки* от шаровидных до широкоэллипсоидальных, $30(27) \times 40(52)$ мкм, светло-желтые или буроватые со светло-коричневой гладкой оболочкой 2.5—6.5 мкм толщ. (рис. 8, D).

Типовой хозяин — *Crepis paludosa* (L.) Moench, Швейцария.

На Asteraceae: *Crepis* spp.

— Европа (Норвегия, Швейцария).

Опытами Бурена (Büren, 1922) показано, что *P. pachydermus* и *P. crepidis-paludosae* строго специализированы к своим хозяевам — *Taraxacum officinalis* L. и *Crepis paludosa* L., в связи с чем последний рассматривается в качестве самостоятельного вида (Gjaerum, 1965; Sałata, 1979), однако заметных морфологических отличий между ними нет. Редди и Крамер (Reddy, Kramer, 1975) считают этот вид синонимом *P. pachydermis*.

(3.) **Protomyces grandisporus** M. S. Reddy et C. L. Kramer, *Mycotaxon* 3, 1 : 18. 1975.

Икон.: Reddy, Kramer, 1975, fig. 25—28.

На стеблях образуются крупные галлы; *аскогенные клетки* многочисленные, шаровидные и эллипсоидальные, с гладкостенной оболочкой, сравнительно крупные, $65(48—83) \times 78(52—85)$ мкм, светло-желтовато-коричневые; прорастания аскогенных клеток не наблюдалось.

Типовой хозяин — *Ambrosia artemisiifolia* L., США (шт. Висконсин).

На Asteraceae: *Ambrosia* spp.

Гриб интересен тем, что может оказаться полезным при биологической борьбе с амброзией.

(4). **Protomyces gravidus** Davis, *J. Mycol.* 13 : 188. 1907.

Икон.: Reddy, Kramer, 1975, fig. 29—32.

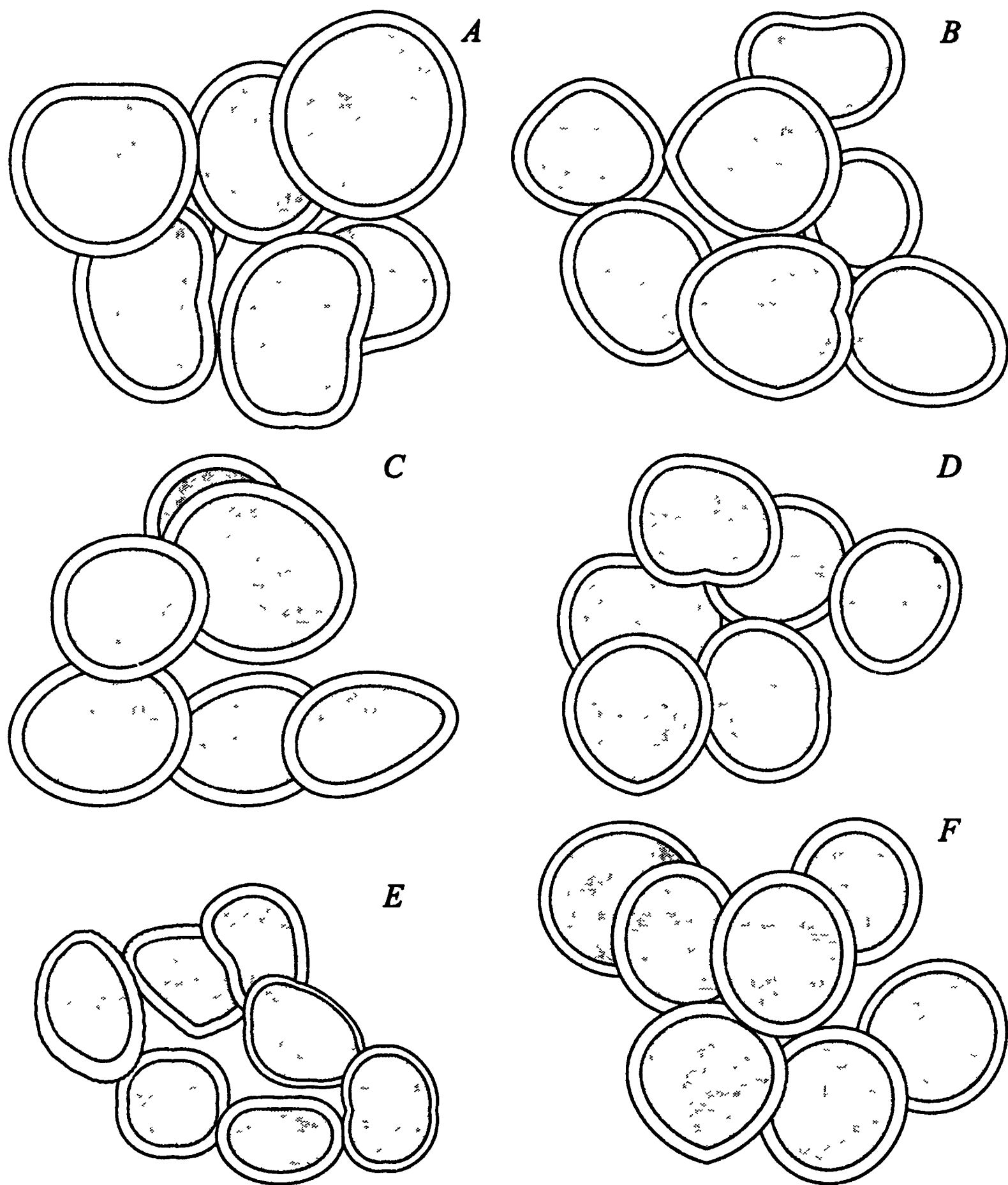


Рис. 8. Аскогенные клетки видов Protomycetales.

A — *Protomyces macrosporus*; *B* — *P. matricariae*; *C* — *P. pachydermus*; *D* — *P. crepidis-paludosae*; *E* — *P. bellidis*; *F* — *P. leucanthemi*.

На стеблях, иногда на черешках и листьях преимущественно вдоль жилок формируются довольно крупные галлы до 1 см выс.; *аскогенные клетки* шаровидные или эллипсоидальные, часто многоугольные, 30—55 × 27—40 мкм; с гладкой оболочкой, 3—5 мкм толщ.; прорастания аскогенных клеток не наблюдалось.

Типовой хозяин — *Bidens cernua* L., Сев. Амер.

На Asteraceae: *Bidens* spp.

На *Bidens cernua* L. — Европа (Финляндия), Сев. Амер. (шт. Нью-Йорк).

Может быть обнаружен на видах *Bidens* на северо-западе России. *P. gravidus* как вид занимает промежуточное положение между родами *Protomyces* и *Protomycopsis*: для него характерно интеркалярное образование аскогенных клеток, но (как и у видов *Protomycopsis*) его аскогенные клетки имеют шероховатые оболочки.

(5). *Protomyces inouyei* P. Henn. In: Engler's Bot. Jahrb. 32 : 34. 1902.

Икон.: Reddy, Kramer, 1975, fig. 33—36; Tubaki, 1957, fig. 1, A, B.

На стеблях и черешках формируются крупные галлы, инфицированные листья сморщиваются; *аскогенные клетки* шаровидные или эллипсоидальные 38(33—48) мкм в диам. с несколько шероховатой клеточной стенкой, светло-коричневые, формируются интеркалярно на межклеточном мицелии; *синаски* 55—145 × 25—45 мкм.

Типовой хозяин — *Crepis japonica* Benth, Япония.

На Asteraceae: *Crepis* spp.

— Азия (Китай, Япония).

Может быть обнаружен на Дальнем Востоке на видах *Crepis*. Акаи (Akai, 1939b) исследовал анатомию галлов, вызываемых данным видом. Изучены также ультраструктура гриба (Nozu, Yamamoto, 1970a, b) и развитие гриба в культуре (Tubaki, 1957).

6. *Protomyces macrosporus* Unger, Exanth. Pfl. Wien. 1833. S. 344; *Physo-derma gibbosum* Wallr., 1833; *Protomyces cari* A. Blytt, 1896.

Икон.: Unger, 1833, Taf. VI, fig. 8; Büren, 1915, Taf. I, 1—14; Taf. II, 1—11a; Reddy, Kramer, 1975, fig. 37—40; Salata, 1979, rys. 6; tabl. I, 1, 2, III.

Вздутия (мелкие галлы) и пятна главным образом на стеблях и жилках черешков и листьев, иногда на плодах, округлые, продолговатые, прозрачные, желтоватые 1—5 мм выс. или 1—6 (до 10) мм в диам., разбросанные, но часто скученные, гребневидно располагающиеся по жилкам; *мицелий* межклеточный: *аскогенные клетки* шаровидные или эллипсоидальные, иногда от взаимного давления многогранные, 50—70(80) мкм в диам. с толстой светло-желтой или буроватой гладкой оболочкой, 1.5—5(6) мкм толщ; *синаски* бесцветные, разной длины; *аскоспores* эллипсоидальные, тонкостенные, 4.5 × 3.0 мкм, быстро почкующиеся, многочисленные, заполняющие сумки (табл. XIII; XIV, A; рис. 7; 8, A).

Апрель—октябрь.

Типовой хозяин — *Aegopodium podagraria* L., Австрия.

На Apiaceae: *Aegopodium*, *Angelica*, *Anthriscus*, *Archangelica*, *Berula*, *Carum*, *Chaerophyllum*, *Cicuta*, *Conopodium*, *Coriandrum*, *Daucus*, *Helosciadium*,

Heracleum, *Ligusticum*, *Oenanthe*, *Pachypleurum*, *Pastinaca*, *Peucedanum*, *Pimpinella*, *Scaligeria*, *Sium*, *Tilingia*, *Torilis* spp.

Aegopodium podagraria L. — Европ. ч. (Воронеж., Лен; Моск.); *Angelica archangelica* L. — Европ. ч. (Лен., Мурман); *Kitagawia baicalensis* (Redow. ex Willd.) Koch — Вост. Сиб. (Иркут.); *Pachypleurum alpinum* Ledeb. — Европ. ч. (Коми); *Tilingia ajanensis* Regel et Til. — Дальн. Восток (Камч.).

— Европа (повсеместно), Азия (Индия, Казахстан, Киргизия, Китай; Непал, Пакистан, Япония); Сев. Амер. (США); Африка (Алжир); Австрал.

В Индии *P. macrosporus* является опасным патогеном — возбудителем галловой болезни стеблей и плодов кориандра (*Coriandrum sativum* L.), которая в благоприятные для развития заболевания годы приводит к потере 90 % урожая. В связи с этим разработана система защитных мероприятий по борьбе с возбудителем (Gupta et al., 1983). Гриб вызывает значительные морфологические преобразования инфицированных плодов кориандра, в результате чего полностью подавляется эмбриогенез, а ткани перикарпа претерпевают гипертрофию и гиперплазию (Gupta, 1962; Pavgi, Mukhopadhyay, 1970; Rao, 1972). Блитт (Blytt, 1896) полагал, что гриб на *Carum carvi* L. является самостоятельным видом *Protomyces cari* A. Blytt, имеющим более мелкие споры, чем *P. macrosporus*. Однако Герум (Gjaerum, 1965), к мнению которого мы присоединяемся, рассматривает его в качестве синонима последнего.

7. *Protomyces matricariae* Syd., Ann. Mycol. 30 : 96. 1932.

Икон.: Reddy, Kramer, 1975, fig. 41—44.

На листьях, реже на стеблях, мелкие вздутия (галлы) 1—5 мм выс. или пятна 0.5—1.5 мм диам., вначале беловатые или светло-зеленые, позднее буреющие; аскогенные клетки округлые, почти шаровидные, 35—56 × 30—50 мкм с гладкой золотистой оболочкой 3—6 мкм толщ. (рис. 8, B).

Типовой хозяин — *Matricaria inodora* L. [= *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz, Германия].

На Asteraceae: *Tripleurospermum perforatum* (Mérat) M. Lainz — Европ. ч. (Лен.)

— Европа (Германия).

Данный вид близок к *Entyloma matricariae* Rostr. (Tilletiales), но последний отличается меньшими размерами спор 10—18 мкм (см.: Азбукина, Каратыгин, 1995. С. 80).

8. *Protomyces pachydermus* Thüm., Hedwigia 13, 7 : 98. 1874; *P. kreuthensis* Kühn, 1877; *P. crepidis* Jaap, 1908; *P. crepidis* Büren, 1915; *P. crepidicola* Büren, 1922; *P. picridis* Büren, 1922; *P. kriegierianus* Büren, 1922; *P. cirsiioleracei* Buhr, 1936; *P. helminthae* Maire, 1914.

Икон.: Büren, 1915, Taf. III, 1—11; Taf. IV, 1—16; Salata, 1979, rys. 8; tabl. II, 1; III, 3 (*P. kriegierianus*); Reddy, Kramer, 1975, fig. 45—48.

Мелкие вздутия и бурые пятна 1.0—0.5 см в диам., возвышающиеся над окружающей тканью, на черешках, а также на жилках листьев; некоторые инфицированные части листьев приобретают красноватые оттенки; аскогенные клетки шаровидные или широкоэллипсоидальные, иногда от вза-

имного давления многогранные, 25—50 мкм в диам., светло-желтые с гладкой оболочкой, 3—7 мкм толщ.; *синаски* бесцветные, гладкие, 30—60 × 45—150 мкм; *аскоспоры* эллипсоидальные, тонкостенные, 4.5 × 3.0 мкм, быстро почкующиеся, многочисленные, заполняющие сумки (табл. XIV, В; рис. 8, С).

Май—июль.

Типовой хозяин — *Taraxacum officinale* Wigg., Германия.

На Asteraceae: *Aposeris*, *Centaurea*, *Cirsium*, *Crepis*, *Hyposeris*, *Leontodon*, *Picris*, *Taraxacum*.

Taraxacum officinale Wigg. — Европ. ч. (Карелия, Лен.); *Taraxacum* sp. — Дальн. Восток (Примор.).

— Европа (Великобритания, Грузия, Дания, Исландия, Италия, Норвегия, Польша, Словакия, Швейцария, Швеция); Азия (Израиль, Китай, Пакистан, Япония); Сев. Амер. (Канада, США).

Анатомию галлов данного вида исследовал Акаи (Akai, 1939b), а развитие гриба в культуре — Тубаки (Tubaki, 1957). *P. pachydermus* (как и *P. crepis-raludosae*) легко отличается от *P. macrosporus* более мелкими аскогенными клетками.

(3). Род *Protomycopsis* Magn.

Pilze Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein 3 : 322. 1905; *Protomyces* auct. p. p.; *Entyloma* auct. p. p.

Лит.: Reddy, Kramer, 1975; Salata, 1979; Prasad et al., 1962.

На листьях мелкие вздутия (галлы) или выпуклые пятна; *аскогенные клетки* (хламидоспоры) формируются терминально на концах гиф, пронизывающих инфицированные ткани, шаровидные или эллипсоидальные, светло-желтые или буроватые с несколько шероховатой мелкобородавчатой клеточной стенкой; прорастание аскогенных клеток осуществляется после периода покоя с образованием *синаска*, в котором образуются многочисленные *аскоспоры*.

Паразиты на видах сем. Asteraceae.

Тип рода — *Protomycopsis leucanthemi* Magn., 1905.

Описано 15 видов. Роды *Protomyces* и *Protomycopsis* имеют много общего, различаясь главным образом по способам образования аскогенных клеток на мицелии (интеркалярно или терминально). В Индии на представителях Fabaceae описан ряд видов этого рода: *Protomycopsis ajmeriensis* J.S. Gupta, *P. crotolariae* Joshi, *P. phaseoli* (Patel, Kukarni et Dhand) Ramkr. et Subram., 1956; *P. patelii* Pavgi et Thirum., 1953; *P. thirumalacharii* Pavgi, 1965. Однако по многим признакам (более мелкие и темные споры с глубокой орнаментацией экзоспория, с терминальным и интеркалярным образованием спор на мицелии), а также по росту мицелия в культуральных условиях эти виды существенно отличаются от других видов семейства Protomycetaceae. Кроме того, при прорастании спор *P. patelii* и *P. thirumalacharii* не наблюдается образования аскоспор с формированием си-

насков (везикул), что также отличает их от прочих видов протомициевых (Reddy, Kramer, 1975; Haware, Pavgi, 1977, a, b).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- На *Bellis* (1). ***Protomycopsis bellidis***.
— На *Leucanthemum* (2). ***Protomycopsis leucanthemi***.

(1). ***Protomycopsis bellidis*** (K. Krieg.) Magn., ap. Büren, Beitr. Krypt. — Fl. Schweiz 5, 1 : 85. 1915. — *Protomyces bellidis* K. Krieg., 1896.

Икон.: Büren, 1915, fig. 26; Reddy, Kramer, 1975, fig. 53—56; Sałata, 1979, rys. 10, tabl. III, 2.

Пятна на листьях вначале бледно-зеленые, затем желтоватые, желтовато-коричневые, округлые, 0.5—3.0 мм в диам; **аскогенные клетки** (хламидоспоры), шаровидные или почти шаровидные; незрелые аскогенные клетки эллипсоидальные, буроватые, 32(26—41) мкм, оболочка 2—5 мкм толщ. с мелкими бородавочками, обнаруживающимися только на молодых аскогенных клетках (рис. 8, E).

Типовой хозяин — *Bellis perennis* L., Германия.

На *Astetaceae*: *Bellis* spp.

— Европа (Германия, Польша, Швейцария).

По характеру поражения данный вид близок к *Entyloma bellidis* Krieger (см.: Азбукина, Каратыгин, 1995. С. 49), но последний отличается более мелкими спорами 8—14 мкм.

(2). ***Protomycopsis leucanthemi*** Magn., Pilze Tirol, Vorarlberg und Liechtenstein 3 : 323. 1905; *Entyloma leucanthemi* Syet. et P. Sydow, 1903; *Protomyces leucanthemi* (Magn.) Arx, 1981.

Икон.: Büren, 1915, Taf. VI, 1—11, Taf. VII, 1—5; Reddy, Kramer, 1975, fig. 65—69; Sałata, 1979, rys. 11.

Пятна на листьях серовато-желтые, мелкие, неясно отграниченные, 5—6 мм в диам., слегка возвышающиеся над окружающей тканью; **аскогенные клетки**, формирующиеся терминально на отдельных гифах, шаровидные, широкоэллипсоидальные, 40—50 × 35—45 мкм в диам. с оболочкой до 6 мкм толщ., покрытой мелкими бородавочками; **аскоспоры** 4.0 × 2.5 мкм (рис. 8, F).

Июль—сентябрь.

Типовой хозяин — *Leucanthemum vulgare* Lam., Австрия.

На *Asteraceae*: *Leucanthemum*, *Achillea* spp.

— Европа (Австрия, Великобритания, Германия, Норвегия, Словакия, Швейцария).

4. Род *Taphridium* Lagerh. et Juel

Bihang K. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 27, Afd. III, 16 : 7. 1902; *Magnusiella* Sadeb., 1893. p. p.

Лит.: Миловцова, 1930; Reddy, Kramer, 1975; Salata, 1979.

Пятна на листьях разнообразной формы, большей частью сероватые или белесые, иногда образуются искривления и мелкие вздутия на листьях; *аскогенные клетки* (хламидоспоры) залегают относительно ровным слоем под эпидермисом, шаровидные или эллипсоидальные, иногда деформированные в результате взаимного сдавливания, почти бесцветные, тонкие и гладкостенные; прорастание аскогенных клеток осуществляется без периода покоя; *синаски* не образуются; *аскоспоры* формируются непосредственно в аскогенных клетках, а их высвобождение сопровождается разрывом оболочки аскогенных клеток; после высвобождения споры группируются в пары.

В роде 2 вида, оба — на представителях Apiaceae.

Тип рода — *Taphridium umbelliferarum* (Rostr.) Lagerh. et Juel, 1902. — *Taphrina umbelliferarum* Rostr., 1885.

Род *Taphridium* ранее включался в семейство Taphrinaceae, поскольку его виды образуют довольно ровный слой аскогенных клеток непосредственно под эпидермисом, а не в глубине тканей, как у остальных представителей Protomycetaceae. По характеру поражения растений виды рода *Taphridium* также близки тафриновым грибам, но отличаются от последних многоядерными аскогенными клетками, внутри которых дифференцируются споры. Оболочка аскогенных клеток видов *Taphridium* тоньше таковой у других видов Protomycetaceae (в этом отношении *Taphridium* близок роду *Burenia*). Виды *Taphridium* обычно зимуют в корнях растений.

***Taphridium umbelliferarum* (Rostr.) Lagerh. et Juel, Bihang Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar 7, Afd. III, 16 : 7. 1902. — *Taphrina umbelliferarum* Rostr., 1885; *Volkartia umbelliferarum* (Rostr.) Büren, 1915; *Magnusiella umbelliferarum* (Rostr.) Büren, 1915; *Taphrina oreoselini* C. Massal., 1889; *Taphridium algeriense* Juel, 1902; *Protomyces umbelliferarum* (Rostr.) Arx, 1981.**

Икон.: Миловцова, 1930, рис. 1—9; Salata, 1979, tab. II, 3; Reddy, Kramer, 1975, fig. 70—72 (as *T. algeriense*), 73—75; Ellis, Ellis, 1987, pl. 147, N 1528.

Пятна рассеянные, часто сливающиеся, темно-серые, обычно на верхней поверхности листьев; мицелий межклеточный; *аскогенные клетки* (хламидоспоры) располагаются упорядоченным компактным слоем под эпидермисом, шаровидные, эллипсоидальные, иногда многоугольные вследствие взаимного давления, бесцветные, гладкие 45—75 × 30—60 мкм с оболочками 2—3 мкм толщ; *синаски* располагаются более или менее ровным слоем на поверхности эпидермы; *аскоспоры* эллипсоидальные, 3.0—9.1 × 1.0—4.8 мкм.

Апрель—июнь.

Типовой хозяин — *Heracleum sphondylium* L., Дания.

На Apiaceae: *Angelica*, *Carum*, *Ferula*, *Heracleum*, *Peucedanum* spp.

Carum carvi L., *Heracleum sibiricum* L. — Европ. ч. (Лен.); *Heracleum lanatum* Michx. — Дальн. Восток [Камчатка, окр. Петропавловска (Jörstad, 1952)].

— Европа (Великобритания, Грузия, Дания, Италия, Норвегия, Швеция, Эстония); Азия (Китай, Япония); Сев. Амер. (США).

Цикл развития гриба на тмине был изучен М. А. Миловцовой (1930). При этом было установлено, что гриб проникает в растение через пазушные почки и слабо дифференцированные листочки. Инкубационный период заболевания составляет две недели.

(5). Под *Volkartia* Maire

Bull. Soc. Bot. Fr. 54 : 145. 1909; *Taphridium* auct. p. p.

Лит.: Reddy, Kramer, 1975; Salata, 1979.

Пятна на обеих сторонах листьев серовато-белые, занимающие часть листовой поверхности или иногда весь лист; аскогенные клетки формируются в одном упорядоченном слое под эпидермисом, шаровидные или широкоэллипсоидальные, гладкие, сразу прорастающие без периода покоя с образованием *синаска*; аскоспоры формируются либо внутри аскогенных клеток, либо непосредственно в синасках; перед высвобождением из синасков аскоспоры группируются в пары.

Род монотипный.

На представителях Asteraceae.

Тип рода — *Volkartia rhaetica* (Volkart) Maire, 1907. — *Taphrina rhaetica* Volkart, 1903.

Род *Volkartia*, обоснованный Майром, рассматривался одно время в качестве синонима рода *Taphridium* (Juel, 1902; Büren, 1915, и др.), пока не был вновь восстановлен как самостоятельный (Reddy, Kramer, 1975). Основным отличием рода *Volkartia* от рода *Taphridium* является облигатное образование синасков у первого и отсутствие таковых у последнего. Отличительными признаками рода *Volkartia* от рода *Protomyces* являются формирование у первого из них слоя аскогенных клеток, располагающегося непосредственно под эпидермисом (у видов рода *Protomyces* аскогенные клетки располагаются диффузно в глубине тканей), а также прорастание аскогенных клеток без периода покоя. По этим признакам, а также по характеру поражения растения-хозяина, род *Volkartia* наиболее близок многим представителям порядка *Taphrinales*.

Volkartia rhaetica (Volkart) Maire, Bull. Soc. Bot. Fr. 54 : 146. 1907. — *Taphrina rhaetica* Volkart, 1903; *Exoascus rhaeticus* (Volkart) Sadeb., 1903; *Taphridium rhaeticum* (Volkart) Volkart ex Büren, 1915; *T. crepidis* Lagerh. ap. Vesterg., 1903 (nom. nud.); *Protomyces rhaeticus* (Volkart) Arx, 1981.

Икон.: Büren, 1915, fig. 8; Reddy, Kramer, 1975, fig. 76—79.

Пятна серовато-белые на обеих сторонах листьев, занимают часть или всю их поверхность; аскогенные клетки шаровидные или продолговато-эллипсоидальные, 20—30 мкм в диам., бесцветные; синаски цилиндрические, эллипсоидальные, с бесцветной несколько утолщенной оболочкой (1.5—2.0 мкм), тесно расположенные, 44—70 × 20—33 мкм; аскоспоры эллипсоидальные, цилиндрические, прямые или слегка согнутые, 2.5—8.0 × 2—3 мкм, бесцветные, после периода покоя прорастающие мицелиальными ростками.

Типовой хозяин — *Crepis blattarioides* Vill., Германия.

На Asteraceae: *Crepis* spp. — Европа (Германия, Финляндия, Франция, Швейцария); Азия (Казахстан — Алтай).

Отдел **BASIDIOMYCOTA**

Класс **USTILAGINOMYCETES** Swann et Taylor

Mycologia 85, 6 : 923—936. 1993.

Подкласс **EXOBASIDIOMYCETIDAE** Jülich, 1981 emend. R. Bauer et Oberw., ap. R. Bauer, Oberw., Vánky. *Can. J. Bot.* 75, 8 : 1311. 1997.

Имеют так называемые «локальные зоны взаимодействия». Септы с порами, имеющими мембранные пластинки; позже поры в септах полностью исчезают. Подкласс содержит 5 порядков (Kirk et al., 2001): Doassansiales, Entylomatales, Exobasidiales, Georgefischeriales, Microstromatales, Tilletiales. Порядкам Entylomatales, Tilletiales, Doassansiales (в составе семейства Tilletiaceae) посвящен один из выпусков Определителя грибов СССР (Азбукина, Каратыгин, 1995). Порядок Georgefischeriales, виды которого характеризуются порами в мицелии, лишенными септ, и «локальными зонами взаимодействия», находится в стадии таксономической разработки (Bauer et al., 2001).

Порядок **EXOBASIDIALES** Lindau

1897 emend. R. Bauer, Oberw., ap. R. Bauer, Oberw., Vánky. *Can. J. Bot.*, 75, 8 : 1312. 1997. — **ЭКЗОБАЗИДИЕВЫЕ**.

Паразиты цветковых (одно- и двудольных) растений, часто вызывающие гипертрофию тканей пораженных органов. Базидиомы ресупинантные, рудиментарные, развивающиеся на листьях, стеблях, цветоносах или цветковых почках. *Мицелий* внутри- и межклеточный, с простым типом пор, крупные строматические образования отсутствуют; гифальная система мономитическая; гифы тонкостенные, обычно без пряжек. *Гимений* гладкий, беловатый или красноватый; стерильные элементы в гимении отсутствуют (за исключением рода *Kordyana*). *Голобазидии* с 2—8 стеригмами, цилиндрические или слабобулавовидные, выступающие из тканей наружу через устьица или между клеток эпидермиса; *базидиоспоры* бесцветные (за исключением муральных базидиоспор у рода *Muribasidiospora*), тонкостенные, гладкие, нередко септированные и с боковым хиларным придатком в месте прикрепления к стеригме, неамилоидные, прорастающие зародышевой трубкой или конидией. Телиоспоры, или хламидоспоры в жизненном цикле отсутствуют.

Симптомы. Симптомы заболеваний, вызываемых инфекциями экзобазидиевых грибов, сопровождаются образованием на вегетативных частях растений «ведьминых метел», с искривлением и пролификацией побегов или их карликовостью, а также весьма разнообразными по форме израстаниями листьев в виде галлов или локальных («ушковидных») израстаний локальных участков листьев. Гипертрофия тканей листьев обычно сопровождается их интенсивной красной пигментацией и появлением беловатого налета на нижней поверхности. В пров. Британская Колумбия (Канада) местное население употребляет в пищу, а также в ритуалах патологические новообразования, известные под названием «уши привидения» (ghost ears), представляющие собою растение *Menziesia ferruginea* Smith (Ericaceae), пораженное экзобазидиозом (Compton, 1995). Возбудитель этого заболевания, сопровождающегося образованием на листьях крупных мясистых галлов, точно не установлен, но, по-видимому, гриб близок к видам, поражающим рододендроны (возможно, конспецифичен виду *Exobasidium japonicum*). Патологические новообразования, вызываемые экзобазидиевыми грибами, формируются вследствие выделения возбудителями ростовых веществ, среди которых наиболее важна ИУК. Активность ИУК варьирует у различных видов рода *Exobasidium*: наибольшее количество ростовых веществ образуют виды с системным типом поражения; меньше ИУК у видов с локальным развитием симптомов (Norberg, 1968).

Мицелий тонкий, обильно ветвящийся, септированный, двухъядерный, межклеточный, концентрирующийся в субэпидермальном слое. Мицелий обычно без пряжек, но в редких случаях наблюдаются пряжкоподобные структуры (Khan et al., 1981; Patrignani et al., 1989). Ширина гиф 1.0—1.5 мкм. Септы с простыми порами и примитивными парентосомами, имеющие сходство с септами в мицелии видов Uredinales. Большинство видов (но не все) имеют развитые ветвящиеся, как правило, одноядерные гаустории (Calonge, La Torre, 1967). Строение гаусторий и характер их взаимодействия с клетками хозяев служит важным таксономическим признаком в макросистематике класса Ustilaginomycetes (Bauer et al., 1977).

Гимений. Апикальные гифы мицелия, проникающие через клетки эпидермиса на поверхность пораженного органа, разрастаясь, формируют гимений, образуемый тесными рядами базидий. Чаще всего гимений представителей *Exobasidiaceae* формируется на нижней стороне листьев и имеет белый цвет с розовыми оттенками. В гимении какие-либо стерильные элементы отсутствуют, но у представителей рода *Kordyana* в гимении имеются парафизы.

Базидии. Базидии *Exobasidiales* весьма однообразны по морфологии и имеют малый таксономический вес. Базидия *Exobasidium* типична для гетеробазидиомицетов. В большинстве случаев они имеют цилиндрическую или узкобулавовидную форму, расширенную на своем дистальном конце. Размеры базидии (их длина) значительно варьируют даже в пределах одного гимения. На вершине базидии формируются стеригмы, число, форма и расположение которых имеют таксономическое значение. В большинстве случаев у экзобазидиевых 4 стеригмы, но одновременно в том же гимении могут наблюдаться базидии с 5—6 или иным числом стеригм и соответственно образующихся на них базидиоспор.

Имеются значительные отличия в поведении ядер в базидии представителей *Ectobasidiales* от поведения ядер одноклеточных голобазидиомицетов. В частности, кариогамия осуществляется в гифальных клетках (пробазидиях), располагающихся в межклеточных пространствах листьев. Мейоз также начинается в таких пробазидиях и завершается уже в более крупных метабазидиях (непосредственно в базидиях), возвышающихся над поверхностью листа. После развития стеригм и миграции в них постмейотических ядер на базидии формируется последовательно от 4 до 7 базидиоспор (Mims et al., 1986).

Базидиоспоры. Размеры базидиоспор экзобазидиевых заметно варьируют у разных видов, но в пределах одного вида вариации значительно слабее. По форме базидиоспоры чаще всего имеют почти цилиндрическую или банановидную форму (*musiform*) (термин Севиля), то есть они слегка согнуты по длине и туповатые на обоих концах. Изгиб в особенности заметен на своем нижнем конце, контактирующем со стеригмой. Реже базидиоспоры бывают аллантоидными или полностью цилиндрическими. Базидиоспоры, находящиеся на стеригмах (то есть до их отпадения), как правило, одноклеточные, однако позднее в гимении или на поверхности органов растений различаются базидиоспоры с одной-тремя септами. Форма базидиоспор и их размеры являются важными таксономическими признаками, служащими для разграничения видов (рис. 9). Во многих отношениях базидиоспора экзобазидиевых уникальна тем, что ее боковой (хиларный) придаток, или апикулус, которым она прикреплена к стеригме, ориентирован кнаружи, то есть абаксиально от поверхности базидии (а не вовнутрь ее поверхности, как у базидиоспор других базидиомицетов) (Oberwinkler, 1982). На одной стеригме может формироваться несколько «поколений» последовательно формирующихся базидиоспор. Функционально каждая базидиоспора, формирующаяся на базидии, является баллистоспорой, с силой (в результате тургорного давления) высвобождающаяся из базидии. Каждая отдельная одноядерная базидиоспора способна самостоятельно (без плазмогамии) вызвать инфекцию растения. Базидиоспоры прорастают на растении с образованием зародышевых трубок или конидий. От базидиоспор большинства видов экзобазидиевых сильно отличаются муральные базидиоспоры *Muribasidiospora*, не без оснований выделяемого некоторыми авторами в самостоятельное семейство. Базидиоспоры прорастают тонкими мицелиальными ростками, на которых формируются конидии.

Конидии. Конидии экзобазидиевых образуются как при прорастании базидиоспор, так и непосредственно на мицелии. Они обычны среди гимения. Конидии имеют обычно палочковидную или игловидную форму, реже эллипсоидную. Они способны к почкованию, образуя *in vitro* типичные дрожжевидные колонии.

Таксономические критерии. В классификации экзобазидиевых для разграничения видов обычно используются такие признаки, как число стеригм на базидии, наличие и число септ в базидиоспорах, их форма и размеры, количество базидиоспор на базидиях и, реже, морфологические признаки конидий.

В настоящем Определителе использованы таксономические критерии рода *Ectobasidium*, разработанные Наннфельдом на основе материалов по

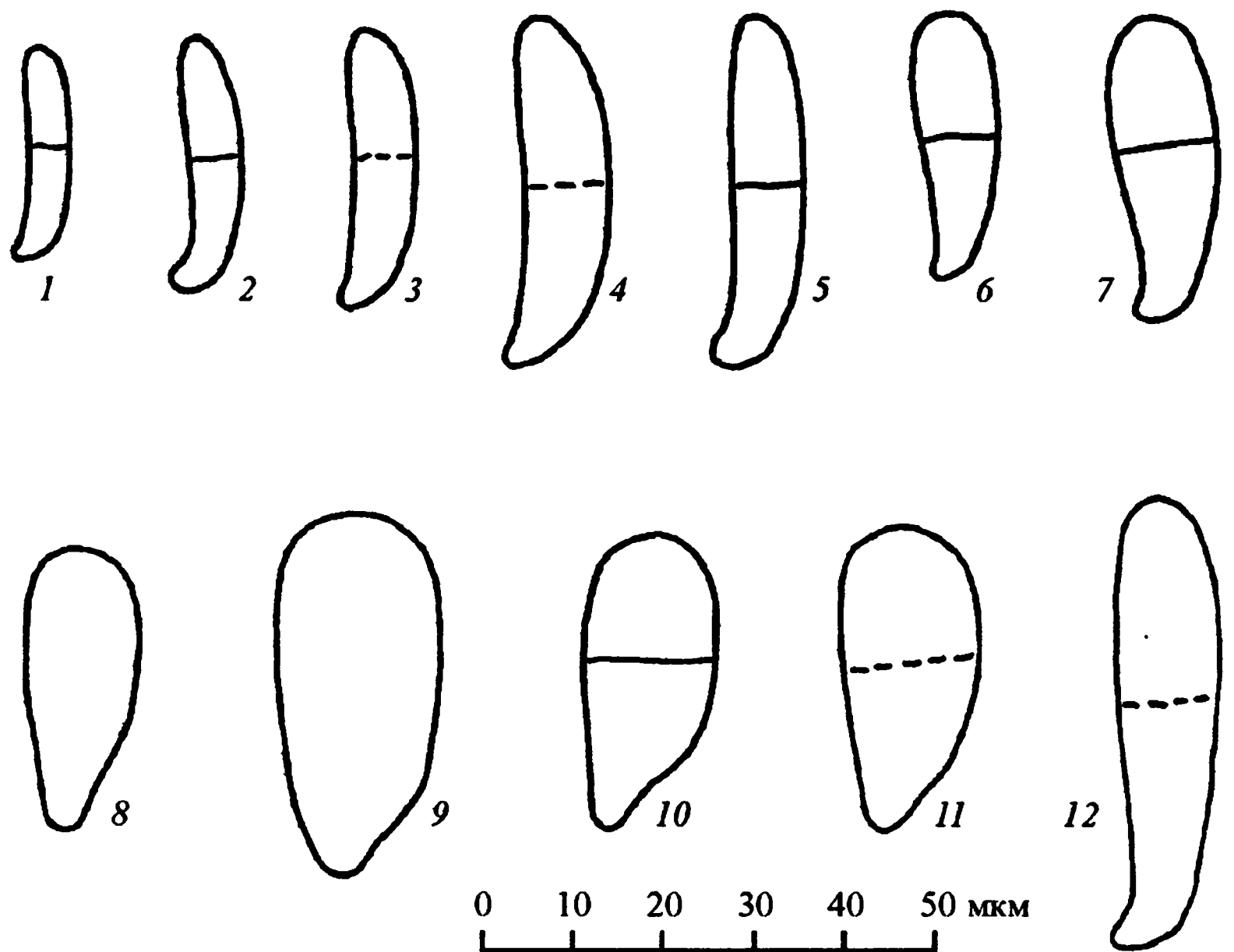


Рис. 9. Форма и размеры базидиоспор некоторых видов рода *Exobasidium*.
 1 — *Exobasidium vaccinii*; 2 — *E. cassiopes*; 3 — *E. canadense*; 4 — *E. decolorans*;
 5 — *E. burtii*; 6 — *E. cordilleranum* var. *minor*; 7 — *E. cordilleranum* var. *cordilleranum*;
 8 — *E. phyllodoces*; 9 — *E. vaccinii-uliginosi*; 10 — *E. empetri*; 11—12 — *E. dimorpho-*
sporum (Savile, 1959).

североевропейским видам (Nannfeldt, 1981). Среди этих критериев большое значение придается также внешним симптомам поражения. Принимая во внимание, что экзобазидиевым грибам свойствен гомоталлизм (как и в случае с видами рода *Anthracoidea*, *Ustilaginales*), становится оправданной для них узкая концепция вида. Гомоталлизм у грибов (так же, как и апомиксис у цветковых) приводит к образованию генетически стабильных микро-видов. Концепция Наннфельдта предусматривает, что каждый вид рода *Exobasidium* поражает, как правило, один вид растения-хозяина. Исключение составляют некоторые виды, например паразитирующие на рододендронах. При этом были учтены и использованы также физиологические особенности у видов экзобазидиевых, установленные ранее (Sundström, 1964). В целом различия между видами грибов во многом определяются характером поражения растения (симптомами) и особенностями жизненных циклов. Все известные до сих пор в Европе хозяинно-специфичные «расы» (Juel, 1912) были возведены И. Наннфельдтом в ранг вида. Им же введены понятия «монокарпическая» и «поликарпическая» инфекции. В первом случае мицелий образует базидии один раз и отмирает в течение одного периода вегетации; во втором случае мицелий многолетний и формирует базидии на растении из года в год. Следует заметить, что явления

полиморфизма симптомов, вызываемые отдельным видом (или видами?), еще подлежат дальнейшему изучению. Существенное значение при определении видов экзобазидиальных имеют также и микроморфологические признаки: форма и размеры базидий; число, форма, размеры и ориентация стеригм; форма, размеры, характер септирования базидиоспор, ориентация и размеры отростка на конце базидии (хилума), а также размеры конидий. При этом значение микроморфологических признаков в таксономии экзобазидиальных возрастает. Как правило, более детальные исследования этих признаков лишь подтверждают обоснованность видов экзобазидиальных, ранее выделенных, исходя из концепции И. Наннфельдта (на основе симптоматологии). В то же время следует иметь в виду, что эта концепция И. Наннфельдта не во всех случаях подтверждается сравнением содержания в ДНК оснований GC у некоторых видов (Blanz, Oberwinkler, 1983). Остро ощущается отсутствие сравнительно-таксономических исследований образцов из Европы, юго-восточной Азии и Америки.

Вследствие нестабильности таксономии экзобазидиальных и разнообразия критериев для разграничения видов, используемых различными авторами, многие ранние сообщения в литературе о находках видов экзобазидиальных трудно таксономически адаптировать, исходя из концепции Наннфельдта. Все сказанное весьма затрудняет на основании только литературных сведений делать заключения о географии и распространенности того или иного вида гриба.

Культивирование. Экзобазидиальные грибы сравнительно легко поддаются культивированию. Для большинства штаммов 15—20 °C — оптимальная температура для их роста. При температуре выше 25 °C споры и конидии не прорастают. Среда для культивирования экзобазидиальных грибов, так же как и основные ростовые характеристики отдельных видов, приведены в капитальной работе Сундстрёма (Sundström, 1964). В работах японских исследователей культуральным признакам придается большое таксономическое значение при разграничении видов рода *Exobasidium*, обитающих на рододендронах (Ezuka, 1990 a, b; 1991 a, b).

Происхождение и эволюция Exobasidiales; положение в системе грибов. Порядок Exobasidiales представляет собою компактную и хорошо очерченную таксономическую группу паразитических грибов, которая традиционно рассматривалась в составе базидиомицетов (Savile, 1955, 1968; Райтвийр, 1967; Зеров, 1972; Webster, 1977; Alexopoulos, Mims, 1979; Jülich, 1981, и др.). При этом порядок Exobasidiales расценивался как группа, давно отделившаяся от примитивных гомобазидиомицетов и высокоспециализированная к паразитическому образу жизни. Бланц (Blanz, 1978) размещал экзобазидиальные среди гетеробазидиомицетов из-за септированности их базидиоспор рядом с представителями Dasyscyetales, хотя эти порядки отличаются по ультраструктуре септ. Обращалось также внимание на близость экзобазидиальных с порядком Taphrinales, объясняемую их параллельной эволюцией (Syrop, Beckett, 1972). Констатировалось сходство Exobasidiales с порядком Ustilaginales вследствие повторного (многократного) образования базидиоспор на одном локусе базидии у обеих групп (Talbot, 1954).

В последние годы немецкими исследователями разработана модернизированная, достаточно сложная система гетеробазидиальных грибов (Bauer,

Oberwinkler, 1997; Bauer, et al., 1997, 1998; Begerow et al., 1997; Bauer et al., 1998; Oberwinkler, Bauer, 1989; Oberwinkler, 1999, и др.). В основу системы положена комбинация ультраструктурных признаков с данными по секвенированию макромолекул. Эта система была поддержана и развита американскими микологами Биологического центра, университета штата Миннесота (Swann et al., 1999). Система кардинально меняет устоявшуюся классификацию многих таксономических групп гетеробазидиальных грибов, чье положение в системе грибов казалось прочным. Это касается в первую очередь экзобазидиальных, а также головневых и ржавчинных грибов (Каратыгин, 2000).

По мнению указанных авторов, традиционная классификация базидиомицетов, основанная главным образом на морфологии базидий, должна быть пересмотрена и требует новых интерпретаций. В основу новой системы гетеробазидиомицетов ими положены такие признаки, как строение септ в мицелии, ультраструктура зоны интерфейса паразита и хозяина, характер строения базидии, включая способы отчленения от базидий базидиоспор (баллистоспоровый или простой), а также ряд других признаков. Большое значение придается данным по секвенированию молекул большой субъединицы рРНК. В частности, из представителей *Exobasidiales* молекулярным исследованиям были подвергнуты виды рода *Exobasidium* (*E. arescens*, *E. pachysporum*, *E. rostrupii*, *E. karstenii*, *E. mytrilli*, *E. lauri*, *E. oxycocci*, *E. rhododendri*, *E. splendium*, *E. sp.*).

Новая система значительно отличается от прежней традиционной классификации базидиомицетов, основанной на базовой дихотомии с их подразделением на гетеро- и голобазидиомицеты. Кроме того, была подвергнута критике и отвергнута сравнительно недавняя система отдела *Ustomycota* Р. Мура (Moore, 1996), согласно которой в этот отдел включалось 10 порядков, в том числе порядок *Exobasidiales*. В новейшей системе в пределах класса *Ustilaginomycetes* выделены четыре главные эволюционные линии и соответственно четыре подкласса — *Microbotryomycetidae*, *Ustilaginomycetidae*, *Entorrhizomycetidae* и *Exobasidiomycetidae*. Последний подкласс включает 7 порядков: *Doassansiales*, *Entylomatales*, *Exobasidiales*, *Georfischeriales*, *Graphiolales*, *Microstromatales* и *Tilletiales*. При построении системы были учтены современные данные по ультраструктуре и кариологии групп, входящих в систему.

Среди порядков подкласса *Exobasidiomycetidae* к порядку *Exobasidiales* наиболее близок порядок *Graphiolales*. Молекулярные данные свидетельствуют в пользу объединения *Graphiolales* и *Exobasidiales* в один. Тесное родство этих порядков подтверждается также ультраструктурным анализом (Bauer et al., 1997). В частности, виды из порядков *Graphiolales* и *Exobasidiales* сходны по строению интерактивных аппаратов, характеризующихся наличием специфических «колец взаимодействия». Кроме того, последовательности 5S rRNA *Graphiola phoenicis* идентичны таковым для *Exobasidium vaccinii* (Gottschalk, Blanz, 1985). Наконец, у представителей *Graphiola* и *Exobasidium* отсутствуют телиоспоры, имеются голобазидии, а их базидиоспоры в ходе прорастания становятся септированными. В то же время известные значительные морфологические различия, характеризующие роды *Graphiola* и *Exobasidium*, все же свидетельствуют в пользу их разделения на

самостоятельные порядки, в связи с чем мы полагаем их объединение в один порядок преждевременным.

Географическое распространение. Представители порядка *Exobasidiales* обитают преимущественно в бореальной зоне и Арктике. В последнее время, однако, в тропиках также выявлен и описан ряд видов экзобазидиальных грибов (Gómez, Kisimova-Horwitz, 1997, 1998). В южном полушарии на Огненной Земле распространен *Exobasidium antarcticum* Speg. на видах родов *Pernettya* и *Prionotes* (Ericaceae) (Roivainen, 1977).

Порядок *Exobasidiales* содержит одно семейство *Exobasidiaceae*. Включавшиеся ранее в порядок *Exobasidiales* семейства *Microstromataceae* Jülich, 1981 и *Brachybasidiaceae* Gäum., 1926 выведены из его состава и возведены в ранг самостоятельных порядков.

Семейство EXOBASIDIACEAE J. Schröt.

In Cohn'Krypt. — Fl. Schlesien 3, 1 : 413. 1888 (as «Exobasidiacei»).

Гимений гладкий, беловатый или красноватый формируется ниже эпидермиса растения-хозяина; стерильные элементы в гимении отсутствуют. *Базидии* с 2—8 стеригмами, цилиндрические или слабобулавовидные, выступающие из тканей через устья или между клеток эпидермиса; *базидиоспоры* гладкие, нередко септированные, прорастающие зародышевой трубкой, или конидией.

В состав семейства *Exobasidiaceae* включено 5 родов (*Arcticomyses*, *Exobasidiellum*, *Exobasidium*, *Kordyana*, *Muribasidiospora*) и свыше 70 видов. Включение в порядок *Exobasidiales* рода *Laurobasidium* Jülich, 1981 дискуссионно.

Род *Endobasidium* Speschnew, с видом *E. clandestinum* Speschnew, описанный на ягодах *Vitis vinifera* L. в Средней Азии (Спешнев, 1901), относится к числу сомнительных, и его следует исключить из состава порядка *Exobasidiales*. Н. Н. Спешнев, описывая данный род, поместил его в *Tomentelleae* между родами *Hypochnus* и *Tomentella*. М. Донк (Donk, 1956) обосновано высказывает сомнение относительно базидиальной природы этого вида. Образец типового вида в гербарии LE и LEP отсутствует. Судя по иллюстрации Н. Н. Спешнева (1991), изображаемый гриб весьма сходен с каким-либо видом рода *Aspergillus*.

Род *Muribasidiospora* Kamat et Rajendren, 1968 иногда выделяется в самостоятельное семейство *Muribasidiosporaceae* (Rajendren, 1970). Вид *Aureobasidium vitis* (Prill et Del.) Viala et G. Boyer (= *Exobasidium vitis* Prill. et Del.), включаемый иногда в состав экзобазидиевых (Ячевский, 1913; Аблакатова, 1965, и др.) по современным данным относится к митотическим (несовершенным) грибам.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Споры муральные (5). *Muribasidiospora*.
— Споры одноклеточные или многоклеточные с поперечными септами
..... 2

2. Базидии образуют хорошо развитый гимений 3
- Базидии одиночные, не формирующие гимений ... 2. *Exobasidiellum*.
3. В гимении имеются удлиненные парафизы. На Commelinaceae (4) *Kordyana*.
- В гимении парафизы отсутствуют 4
4. Базидии образуются на скоплениях внутриклеточного мицелия. На Saxifragaceae (*Saxifraga* spp.) 1. *Arcticomyces*.
- Базидии образуются на отдельных гифах внутриклеточного мицелия. На Ericaceae 3. *Exobasidium*.

1. Род *Arcticomyces* Savile

Canad. J. Bot. 37 : 984. 1959 [= *Exobasidium* auct. p. p].

Лит.: Savile, 1959; Donk, 1966; Müller, 1977.

Паразит на Saxifragaceae. Мицелий многолетний, меж- и внутриклеточный; базидии с 2—7 стеригмами формируются пучками на скоплениях внутриклеточного мицелия, которые образуют слабо развитую строму; базидии узкоцилиндрические, выступают через устья или между клеток эпидермиса; в гимении парафизы отсутствуют; базидиоспоры бесцветные, одно-двухклеточные.

Род монотипный с арктоальпийским распространением.

Род *Arcticomyces* наиболее близок роду *Exobasidium*. По наблюдениям Севиля (Savile, 1959), базидии этого гриба возникают из стромоподобной структуры, расположенной в тканях хозяина, что послужило существенным основанием для отграничения его от других представителей рода *Exobasidium*. Можно также отметить, что базидии рода *Arcticomyces* более тонкие, чем базидии видов рода *Exobasidium*. В то же время Донк (Donk, 1966) и Мюллер (Müller, 1977) полагают, что различия вида *Arcticomyces warmingii* от других видов рода *Exobasidium* все же недостаточны, чтобы его возводить в ранг рода.

Arcticomyces warmingii (Rostr.) Savile, Canad. J. Bot. 37 : 984. 1959 — *Exobasidium warmingii* Rostr. 1888.

Икон.: Savile, 1959, fig. 4—1; Müller, 1977, fig. 1.

На нижней поверхности листьев образуется белый мучнистый налет; мицелий меж- и внутриклеточный; базидии узкоцилиндрические, со слабым вздутием на конце, варьирующие по размерам, 30—60 × 3—6 мкм, с 4—6 стеригмами (чаще 4) 2.5—5.0 мкм дл.; базидии формируются на скоплениях внутриклеточного мицелия, высвобождаясь на поверхность листьев путем прорыва кутикулы; базидиоспоры более или менее цилиндрические, закругленные на концах, одно-двухклеточные, с хиларным придатком, 8—15 × 2—3 мкм; конидии игловидные, бесцветные, 6—14 × 0.6—1.5 мкм (табл. XV; рис. 10, С).

На Saxifragaceae: *Saxifraga* spp.

Типовой хозяин — *Saxifraga oppositifolia* L., Дания.

На *Saxifraga oppositifolia* L. — Европ. ч. (Мурм., Коми).

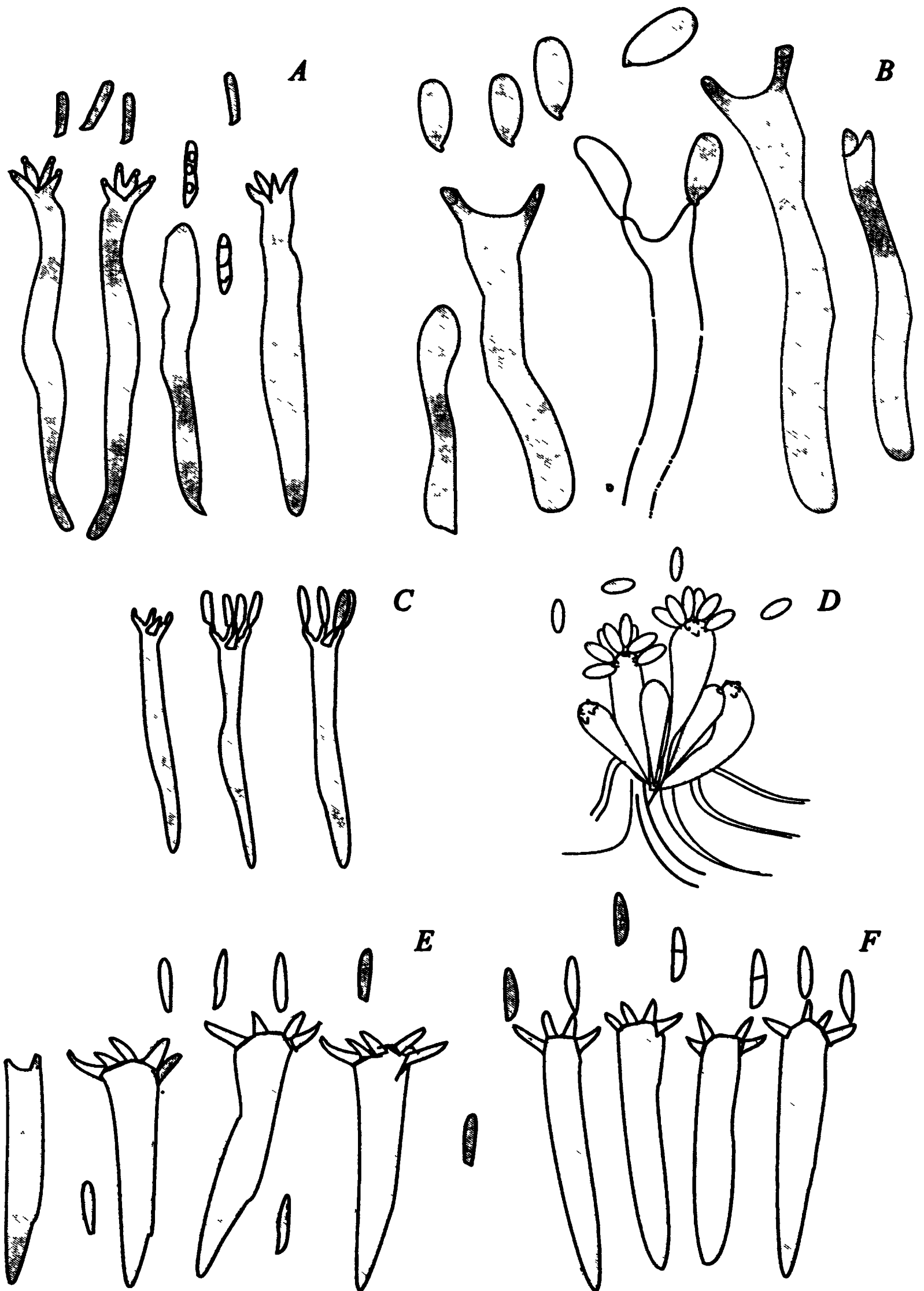


Рис. 10. Базидии и базидиоспоры видов Exobasidiales.

A — *Exobasidium vaccinii*; *B* — *E. vaccinii-uliginosi*; *C* — *Arcticomyces warmingii*; *D* — *Microstroma juglandis*; *E* — *Exobasidium angustisporum*; *F* — *E. cassiopes*. × 1000.

— Европа (Австрия, Великобритания, Исландия, Фенноскандия, Швейцария, Шпицберген); Азия (Китай); Сев. Амер. (Гренландия, Канада).

Данный вид имеет типично арктоальпийское распространение. В течение ледникового периода распространение гриба было ограничено горами центральной Европы (Альпами), где *A. warmingii* развивался на трех местных видах растений-хозяев: *Saxifraga oppositifolia*, *S. aizoon* L. и *S. aizoides* L. Предполагается послеледниковое быстрое распространение названных видов рода *Saxifraga* из центральной Европы в Арктику, чему способствовали мелкие семена, переносимые ветром. По-видимому, в течение этого продвижения растений вместе с ними продвигался и гриб (Müller, 1977; Müller, Magnuson, 1987). Сходную историю распространения имеет также вид *Exobasidium schinzianum* Magn., 1895 (= *Entyloma schinzianum* (Magn.) Bubák), поражающий *Saxifraga rotundifolia* L. В Швейцарии *Arcticomycetes warmingii* на *Saxifraga aspera* L. достигает высоты 1800 м над ур. м.

2. Род *Exobasidiellum* Donk

Mededel. Ned. Mycol. Ver. 18—20 : 97. 1931.

Лит.: Donk, 1956, p. 116; 1966, p. 256; Пармасто, 1968 с. 162; Bandoni, Johri, 1975; Begerow et al., 2002.

Паразиты на листьях злаков. Базидии формируются на субэпидермальном мицелии, одиночные, не образующие развитый гимений, булавовидные, длинные, узкие, с двумя стеригмами; базидиоспоры бесцветные, обычно несептированные, но в процессе прорастания образуют одну или две септы; конидии мелкие.

Типовой вид — *Exobasidiellum graminicolum* Bres., 1891.

На Poaceae. 2 spp. в Европе.

Донк (Donk, 1966) относит этот род к Tulasnellaceae, Э. Пармасто (1968) — к Dicellomycetaceae.

К типовому виду *Exobasidiellum graminicolum* Bres. по внешним признакам близок вид *E. culmigenum* J. Webster et D. A. Reid, 1969 (на *Dactylis glomerata* L.), отличающийся более крупными спорами $13\text{—}15 \times 7.0\text{—}9.5$ мкм (Reid, 1969). Однако при исследовании этого вида обнаружились значительные отличия от *Exobasidiellum graminicolum* Bres. по способам прорастания базидиоспор и поведению диплоидного ядра в базидии. В связи с этим *E. culmigenum* отнесен к роду *Galzinia*, близкому родам сапротрофных базидиомицетов *Vuilleminia*, *Sistotrema* etc. (Bandoni, Johri, 1975). В словаре Эйнсворса и Бисби род *Exobasidiellum* вместе с родом *Kordyana* отнесен к семейству Brachybasidiaceae (Kirk et al., 2001).

***Exobasidiellum graminicolum* (Bres.) Donk, Persoonia 4, 2 : 256. 1966 — *Exobasidium graminicola* Bres., 1891.**

Икон.: Bandoni, Johri, 1975, fig. 1—5; Begerow et al., 2002, p. 193.

На нижней стороне листьев образуются широкораспростертые, неясно очерченные белые, позднее бледно-желтоватые пятна; базидии тесно сомкнутые, булавовидные и несколько извилистые, $50\text{—}65 \times 4\text{—}6$ мкм, с 2, реже

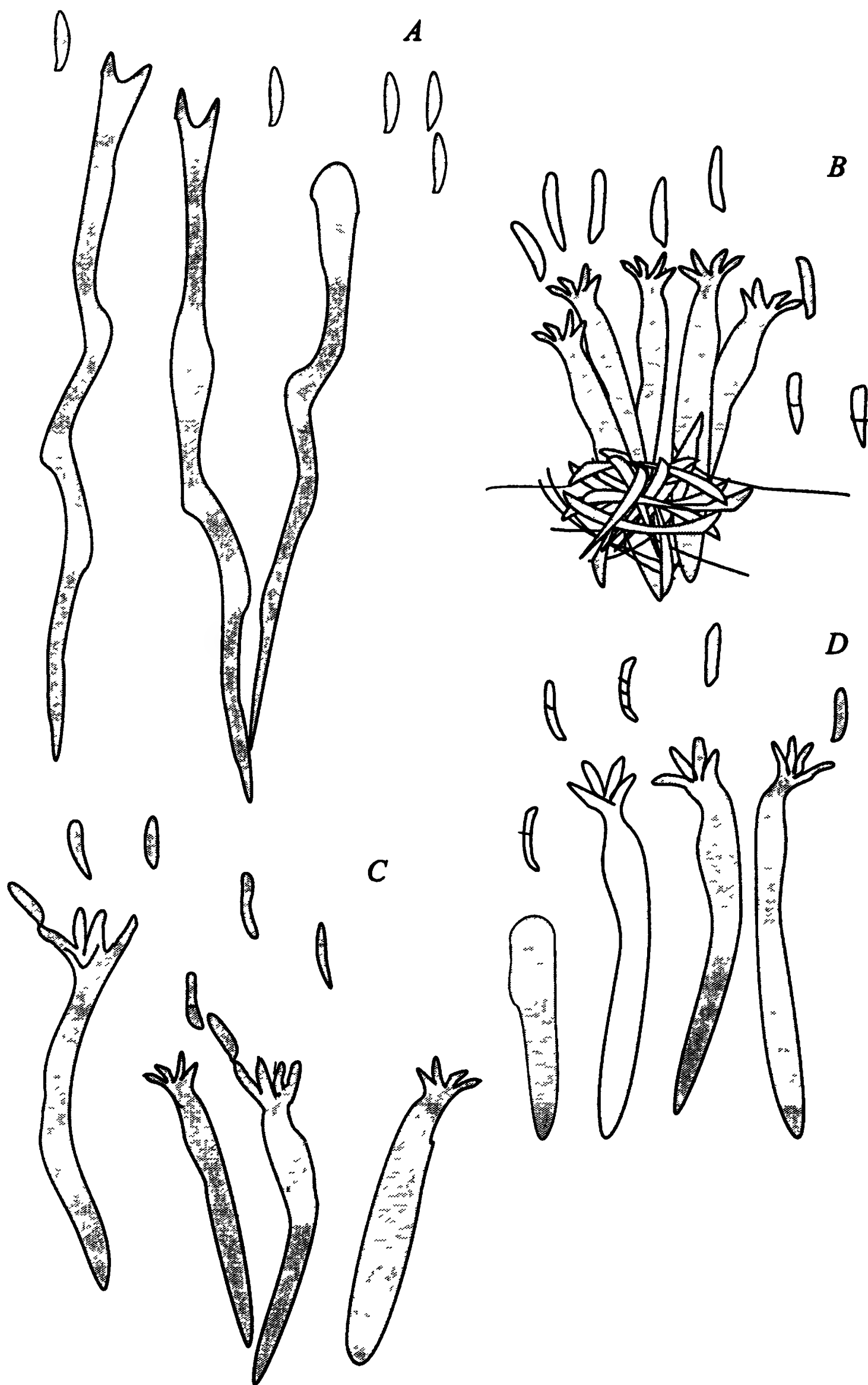


Рис. 11. Базидии и базидиоспоры видов Exobasidiales.
 A — *Exobasidiellum graminicola*; B — *Exobasidium japonicum*; C — *E. juelianum*;
 D — *E. karstenii*. × 1000.

с 1—3 стеригмами; *базидиоспоры* продолговатые, бесцветные, несептированные $10—12 \times 3—4$ мкм, со слабо выраженным хиларным придатком в месте прикрепления к базидии; *конидии* эллипсоидальные, $3.5—6.0 \times 2.0—2.5$ мкм (рис. 11, А).

Типовой хозяин — *Dactylis glomerata* L.

На Poaceae: *Arrhenatherum*, *Bromus*, *Calamagrostis*, *Dactylis* spp.

На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth — Европ. ч. (Лен.).

— Европа (Беларусь, Германия).

3. Род *Exobasidium* Woronin

Verhandl. der Naturf. Gessellschaft zu Freiburg 4, 4 : 397. 1867.

Лит.: Juel, 1912; Burt, 1915; Savile, 1959; McNabb, 1962; Sundström, 1964; Donk, 1966; Blanz, 1978; Nannfeldt, 1981; Moore, 2000. Begerow et al., 2002.

Паразиты цветковых растений. Поражаются листья, побеги, стебли, соцветия, часто с образованием гипертрофии или деформации пораженных тканей; гипертрофия клеток сопровождается интенсивной красной пигментацией, а нижние стороны поврежденных растений покрываются мучнистым налетом; *мицелий* внутриклеточный, образующий слабо развитую строму под эпидермисом; *гимений* на поверхности пораженных тканей образован тесно сомкнутым слоем базидий; парафизы в гимении отсутствуют; *базидии* простые, несептированные, цилиндрические или булаво-видные, формирующие 2—8 спор на отчетливо выраженных, довольно толстых стеригмах; число стеригм на базидии варьирует от 2 до 6 (наиболее часто 4); *базидиоспоры* бесцветные, гладкие, банановидные, цилиндрические или аллантоидные, нередко септированные (1—4 клеточные), часто с хиларным придатком в нижней части; *конидии* мелкие, цилиндрические, часто находящиеся непосредственно в гимении.

65 spp. на семействах Ericaceae (за исключением подсемейств Ericoideae, Pyroloideae и Monotropoideae), Empetraceae, Lauraceae, Symplocaceae, Theaceae, Ericridaceae, Commelinaceae, Escalloniaceae, Prionotaceae.

Типовой вид — *E. vaccinii* (Fuckel) Woronin — *Fusidium vaccinii* Fuckel, 1861.

Гомоталлические виды (Sundström, 1964). Несколько видов рода *Exobasidium* могут поражать один вид хозяина, но симптомы поражения при этом довольно отчетливо различаются. Не поражаются экзобазидальными грибами виды сем. Ericaceae из родов *Calluna*, *Erica*, *Pyrola*, *Orthilia*, *Moneses* (подсемейства Ericoideae и Pyroloideae). Красно-фиолетовый пигмент, часто сопровождающий инфекцию растений экзобазидиевыми грибами, является следствием накопления в тканях антоцианового пигмента (Wolf, Wolf, 1952). На юге Аргентины на *Prionotes myrsinites* (Lam.) Skottsb. описан вид *E. antarcticum* Speg., 1924. Наннфельдом (Nannfeldt, 1981) для европейских видов рода *Exobasidium* предложена довольно узкая концепция вида, которая принята и в настоящем Определителе.

В основу приведенной ниже таблицы положена система порядка Ericales и семейства Ericaceae, принятая Стивенсом (Stevens, 1971) и А. Тахтаджяном (1987).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. На видах семейства Ericaceae 2
- На видах семейства Empetraceae (на *Empetrum nigrum*) 11. *E. empetri*.
- На видах семейства Theaceae (на *Camellia*, *Thea*) 26
2. На видах подсемейства Vaccinioideae 3
- На видах подсемейства Rhododendroideae 19
3. На видах *Andromeda* 4
- На видах *Arbutus* (31). *E. unedonis*.
- На видах *Arctostaphylos* 5
- На видах *Arctous* (*A. alpina*) 2. *E. angustisporum*.
- На видах *Cassiope* (*C. tetragona*) 6
- На видах *Chamaedaphne* (*Cassandra*) 7
- На видах *Oxycoccus* 8
- На видах *Vaccinium* 9
4. Пораженные побеги разрозненные или реже скученные; листья значительно расширены, мягкие и тонкие, голубовато-пурпурные (часто почти черные). Базидиоспоры $11-18 \times 2.5-3.5$ мкм 16. *E. karstenii*.
- Пораженные побеги или их сросшиеся веточки скученные, лишь изредка произрастающие из подземных частей растения; листья немного расширены, светло-лиловые, розовые, часто с вкраплениями зеленого цвета. Базидиоспоры $9-13 \times 1.5-3.5$ мкм 29. *E. sundstroemii*.
- 5(3). На листьях мелкие утолщенные пятна вначале красные; кутикула листьев отслаивается и пятна становятся оранжево-бурыми. Базидиоспоры $11-17 \times 3.0-4.0$ мкм 30. *E. sydowianum*.
- Пораженные годичные побеги скученные, образуют пучки, плотные и густые, прямостоячие, темно-красные. Базидиоспоры $15-22 \times 5.0-5.4$ мкм 32. *E. uvae-ursi*.
- 6(3). Инфицированные разрозненные годичные побеги, вначале зеленоватые, позднее розовато-белые; листья неправильной формы (до 6×3 мм), мясистые, мягкие и слегка утолщенные, целиком покрывающиеся гимением. Базидиоспоры $10-16 \times 2.5-3.5$ мкм, часто с 1—3 септами 7. *E. cassiopes*.
- Поражаются разрозненные годичные побеги; листья сильно увеличены в размерах (до 10×6 мм), мягкие, тонкие и уплощенные с волнистыми краями, зеленовато-белые и ярко-красные на вершине. Базидиоспоры $13-16 \times 2.5-4.0$ мкм, очень редко с одной септой 15. *E. hypogenum*.
- 7(3). На инфицированных листьях формируются выпукло-вогнутые галлы $0.5-1$ см в диам., либо слегка утолщенные, красноватые сливающиеся пятна. Базидиоспоры $12-15 \times 3.0-4.0$ мкм 6. *E. cassandrae*.
- Инфицированные годичные побеги обычно кустистые; листья на их вершине умеренно утолщенные, беловатые до красноватых. Базидиоспоры $10-13 \times 2.5-4.0$ мкм 27. *E. savilei*.
- 8(3). Инфицированные разрозненные годичные побеги прямостоячие, не-

- сут сильно деформированные мелкие розоватые листья. Базидиоспоры $12-15 \times 3.0-3.5$ мкм, с 1—3 септами 21. *E. oxusossi*.
- На листьях практически здоровых побегов формируются мелкие пятна, редко более 3 мм, слегка утолщенные, красноватые в середине. Базидиоспоры $10-13 \times 2.5-3.0$ мкм, несептированные или с одной септой 26. *E. rostrupii*.
- 9 (3). На видах рода *Vaccinium*:
- На *Vaccinium myrtillus* 10
- На *Vaccinium uliginosum* 13
- На *Vaccinium vitis-idaea* 16
10. Инфекция системная 11
- Инфекция локальная 12
11. Поражаются разрозненные годичные побеги, листья которых на вершине от желтовато-белых до ярко-красных оттенков; инфицированные побеги и листья либо совсем не увеличены в размерах, либо их гипертрофия незначительна. Базидиоспоры крупные, варьирующие по размерам $(14)15-22 \times (6)7-8$ (10) мкм, некоторые из них до 28×6 мкм, всегда несептированные 1. *E. aequale*.
- Инфицированные побеги несколько длиннее и более прямо расположенные, чем здоровые; листья на них увеличены в размерах, от бледно-окрашенных до ярко-красных. Иногда листья уменьшены в размерах, и тогда они все ярко-красные. Базидиоспоры $10-16 \times 1.5-4.0$ мкм, с 1—3 септами 20. *E. myrtilli*.
- 12(10). На листьях образуются пятна 0.5—1.0 см в диам., тонкие или слегка выпукло-вогнутые, бледные, желтоватые или реже красные до пурпурных, быстро подсыхающие и тогда приобретающие сероватый или черный цвет. Базидиоспоры $10-14 \times 3.0-4.5$ мкм с 1—3 септами 3. *E. arescens*.
- 13 (9). Инфекция системная 14
- Инфекция локальная 15
14. Поражаются отдельные побеги или их главные ветви с некоторыми нарушениями ветвления; инфицированные листья обычно мельче здоровых, на вершине от бледно-зеленых до красноватых. Базидиоспоры $9-15 \times 2.5-4.0$ мкм аллантоидные, слегка согнутые, обычно с одной септой 12. *E. expansum*.
- Поражаются разрозненные годичные побеги, которые при этом несколько удлиняются; листья на вершине побегов от бледных до ярко-красных оттенков подчас значительно увеличены в размерах. Базидиоспоры $18-22 \times 8-10$ мкм, крупные эллипсоидальные, всегда несептированные 34. *E. vaccinii-uliginosi*.
- 15(13). На листьях мелкие, заметно утолщенные пятна (до 0.5 см в диам.) с розовато-красными и желтыми окаймлениями. Базидиоспоры $11-17 \times 3-5$ мкм эллипсоидально-цилиндрические, гладкие, иногда с одной септой 22. *E. pachysporum*.
- 16 (9). Инфекция системная 17
- Инфекция локальная 18
17. Инфицированные растения с сильно укороченными, обильно ветвящимися побегами; листья на них ярко-красного цвета, тонкие, с мор-

- щинистыми краями. Базидии с 4—6 стеригмами; базидиоспоры 9—13 × 2.5—3 мкм цилиндрические, с одной или с несколькими септами 17. *E. juelianum*.
- Сросшиеся, кустистые годичные побеги с более мягкими, несколько увеличенными в размерах и ярко-красными листьями. Базидии с 2 стеригмами; базидиоспоры крупные, 20—27 × 6.0—11.5 мкм, широкоэллиптические несептированные 28. *E. splendidum*.
- 18(16). Листья со значительно гипертрофированными пятнами, часто в виде ярко-красных выпукло-вогнутых галлов (до 1 см в диам.); часто деформируются стебли и цветки, которые утолщаются, искривляются и становятся белыми. Базидиоспоры 11—19 × 2.5—4.5 мкм, с одной или несколькими (до 5) септами 33. *E. vaccinii*.
- 19(2). На видах рода *Ledum*. На листьях мелкие, бледные, слегка утолщенные пятна около 0.5 см в диам. 19. *E. ledi*.
- На видах рода *Phyllodoce* (Канада) (24). *E. phyllodoces*.
- На видах рода *Rhododendron* 20
20. На листьях формируются крупные красноватые галлы 22
- На листьях галлов не образуется 21
21. На листьях образуются пятна 23
- На побегах образуются «ведьмины метлы» .. (23). *E. pentasporium*.
- 22(20). На листьях формируются крупные мясистые, многообразные по форме галлы до 7 см в ширину и 3 см высотой, от бледно-желтых до оранжево-красных, часто более узким основанием прикрепленные к средней жилке. На *Rhododendron luteum* (= *Azalea pontica*) 14. *E. horvathianum*.
- Поражаются молодые почки и листья, которые деформируются, превращаясь в значительные, бледные розовеющие галлы разнообразной, чаще округлой, формы до 3 см в диам. На культурных азалиях азиатского происхождения 16. *E. japonicum*.
- На листьях формируются округлые мясистые, красные галлы до 3 см в диам. На рододендронах альпийского происхождения 25. *E. rhododendri*.
- 23(21). Базидиоспоры с отчетливым искривлением при их основании (клюшкови́дные) 24
- Базидиоспоры почти прямые, только слегка изогнутые по всей длине 25
24. Базидиоспоры 13—18 × 5.0—5.5 мкм, широкоэллипсоидальные, с отчетливым искривлением при основании, часто с одной септой (Кавказ). На *Rhododendron caucasicum*, *Rh. aureum* 8. *E. caucasicum*.
- Базидиоспоры почти цилиндрические, с сильно изогнутым основанием (клюшкови́дные), 1—2(3) клеточные, 16—24 × 3.2—5.5 мкм (Дальний Восток, Сев. Америка) 4. *E. burtii*.
- 25 (23). Базидиоспоры крупные, 18—24 × 4.2—5.0 мкм прямые или несколько согнутые, часто с 1—2 септами. На *Rhododendron luteum* (Кавказ, Турция) 10. *E. dubium*.
- Базидиоспоры равномерно согнуты по всей длине, аллантоидные, 1—4-клеточные, 14.5—22.0 × 4.2—6.5 мкм (Сев. Америка) 9. *E. decolorans*.

- 26(1). На видах *Camellia* 27
 — На видах *Thea* (*T. sinensis*) (35). *E. vexans*.
 27. На листьях, цветоносах, лепестках и чашелистиках камелии формируются мясистые крупные вздутия (13). *E. gracilis*.
 — На листьях образуются пятна (5). *E. camelliae*.

1. *Exobasidium aequale* Sacc., Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S. 24 : 33. 1917; *E. vaccinii* f. *ramicola* F. Thomas, 1897 p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu auct. p. p.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 38.

Икон.: Juel, 1912, pl. 7.

Поражаются разрозненные годичные побеги, листья которых на вершине побегов от желтовато-белых до розоватых или ярко-красных оттенков; инфицированные побеги и листья либо совсем не увеличены в размерах, либо их гипертрофия незначительна; гимений на нижней поверхности листьев в виде белого налета; *базидии* 6—8 × 4—6 мкм, крупные с двумя стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, крупные, варьирующие по размерам, продолговато-эллиптические, (14)15—22 × (6)7—8 (10) мкм, некоторые из них тонкие, почти цилиндрические до 28 × 6 мкм, прямые или несколько изогнутые, с отчетливо изогнутым хиларным придатком, всегда несептированные; *конидии* отсутствуют.

Типовой хозяин — *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae), Италия.

На *Vaccinium myrtillus* L. — Европ. ч. (Мурм., район Печенги (Nannfeldt, 1981)).

— Европа (Австрия, Германия, Исландия, Италия, Норвегия, Франция, Румыния, Швейцария, Швеция).

Этот вид с двумя крупными стеригмами и большими базидиоспорами принадлежит к группе видов, близких *E. vaccinii-uliginosi*. *E. aequale* распространен гораздо реже своего хозяина и чаще приурочен к горным регионам и высоким широтам. В Северной Америке неизвестен, где этому виду наиболее близок *E. dimorphosporum* Savile, 1959 на *Vaccinium caespitosum* Michx. (см. рис. 3) (Savile, 1959; Nannfeldt, 1981).

2. *Exobasidium angustisporum* Linder, Bull. Nat. Mus. Canada 97 : 271. 1947; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* d Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 39.

Икон.: Linder, 1947, fig. 5, d—e; Kobayasi et al., 1969, Fig. 71, a—b.

Инфицированные годичные побеги, сросшиеся в пучки, несколько деформированы; листья незначительно гипертрофированы, желтовато-белые до ярко-красных на вершине побегов; на нижней поверхности листьев между жилками заметен беловатый мучнистый налет; *базидии* с 2—5 стеригмами, расположенными почти перпендикулярно базидии; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, цилиндрические, слегка согнутые, 8—17 × 2.0—3.5 мкм, очень редко с одной септой; *конидии* палочковидные, 5—10 × 1—2 мкм (табл. XVI, B; рис. 10, E).

Типовой хозяин — *Arctostaphylos alpina* (L.) Spreng. (= *Arctous alpina* (L.) Niedenzu) (Ericaceae), Канада.

На *Arctous alpina* (L.) Niedenzu — Европ. ч. (Карелия, Коми, Мурман.).
— Европа (Австрия, Норвегия, Финляндия, Швеция); Сев. Амер. (США — Аляска; Канада).

В Хибинах достигает выс. 900 м над ур. м. Для данного вида характерно расположение стеригм: почти перпендикулярное основной оси базидии.

3. *Exobasidium arescens* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 40. 1981;
E. vaccinii sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* f. *circumscripta* F. Thomas, 1897;
E. vaccinii c Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 40.

На листьях образуются округлые *пятна* 0.5—0.8 см в диам., тонкие или слегка выпукло-вогнутые, бледные, желтоватые или, реже, красные до пурпурных, быстро подсыхающие и тогда приобретающие сероватый или даже черный цвет; *базидии* большей частью с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, 10—14 × 3.0—4.5 мкм с 1—3 септами; *конидии* палочковидные или слегка булабовидные, 5—10 × 0.8—1.5 мкм (табл. XVI, А).

Типовой хозяин — *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Vaccinium myrtillus* L. — Европ. ч. (Карелия).

На *Vaccinium myrtillus* L., *V. ogeophilum* Rydb. — Европа (Великобритания, Германия, Норвегия, Швеция, Финляндия, Франция).

Этот весьма редкий вид проявляется обычно ранним летом. В Фенно-скандии спорулирует, как правило, в середине лета довольно короткий период и поэтому часто не замечается коллекторами (Nannfeldt, 1981). Из трех видов рода *Exobasidium*, паразитирующих на *Vaccinium myrtillus*, данный вид отличается локальным типом поражения с образованием округлых пятен на листьях.

4. *Exobasidium burtii* Zeller, Mycologia 26, 4 : 294. 1934.

Лит.: Burt, 1915, p. 650 (как *E. vaccinii*).

Икон.: Savile, 1959, p. 650.

На листьях образуются бледные, округлые негипертрофированные пятна 5—15 мм в диам. с беловатым мучнистым налетом на нижней стороне; *базидии* цилиндрические, 36—50 × 8—10 мкм (18—28 × 5—7 по Burt, 1915) с 4(5) стеригмами 5.0—6.5 мкм длины; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, почти цилиндрические, прямые или слабо изогнутые по длине, с отчетливым хиларным придатком, 1—2(3)-клеточные, 16—24 × 3.2—5.5 мкм; *конидии* многочисленные, игловидные прямые или слегка изогнутые, 4.5—14.0 × 0.8—1.3 мкм (см. рис. 9).

Типовой хозяин — *Rhododendron albiflorum* Hook. (Ericaceae), США.

На *Rhododendron mucronulatum* Turcz., *Rh. dauricum* L., *Rh. chrysanthemum* Pall. — Вост. Сибирь (Краснояр.); Дальн. Восток (Камч., Примор.) (Райтвийр, 1967). — Сев. Амер. (Канада, США).

E. burtii — североамериканский вид, обитающий также на Дальнем Востоке России. *E. burtii* близок другому американскому виду *E. decolorans*, отличаясь от него формой базидиоспор, которые у *E. decolorans*

равномерно согнуты по всей длине споры, а у *E. burtii* они почти прямые, с более сильно изогнутым основанием (см. рис. 9). Этот вид, вместе с *E. decolorans* Harkn., а также с кавказскими видами *E. dubium* Rasib. и *E. caucasicum* Woron. образуют группу видов, сходных по симптомам, поражающих листопадные виды рода *Rhododendron*, но отличающихся размерами и формами базидиоспор.

(5). *Exobasidium camelliae* Shirai, Bot. Mag. (Tokyo) 10 : 51. 1896.

Икон.: Reid, 1969, Pl. 3, fig. 2; text-fig. 1 a—d; McNabb, 1962, text-fig. I, Plate 1, fig. 1; Ezuka, 1990a, fig. 1—2.

На поверхности инфицированных цветковых почек и цветоносов формируется белый, волнистый гимений, пылящий при созревании; *базидии* гладкие, бесцветные, тесно расположенные, цилиндрические, $70\text{—}100 \times 6\text{—}9$ мкм, обычно с двумя стеригмами; *базидиоспоры* многоклеточные с 2—4 септами, бесцветные, гладкие, от цилиндрических до булабовидных, несколько изогнутые в основании, $16\text{—}22 \times 5.5\text{—}9.0$ мкм; *конидии* обильные, бесцветные, 9—11 мкм длиной.

Типовой хозяин — *Camellia japonica* L. (Theaceae), Япония.

— Европа (Великобритания — в садах и оранжереях); Азия (Япония); Сев. Амер. (США); Австрал., Нов. Зеландия.

За вегетационный период повторной инфекции не происходит. Нередок в дендрариях южной Великобритании (Ing, 1998). Может быть обнаружен в дендрариях и ботанических садах России. Исследована ультраструктура внутритканевого мицелия данного вида (Khan et al., 1981).

6. *Exobasidium cassandrae* Peck, Ann. Rep. New York State Mus. 29 : 46. 1878; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* e Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 41.

На инфицированных листьях формируются выпукло-вогнутые *галлы* 0.5—1.0 см в диам., либо лишь слегка утолщенные, красноватые, часто изолированные, но иногда сливающиеся и покрывающие весь лист; *базидии* обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, незначительно согнутые по всей длине, $12\text{—}15 \times 3.0\text{—}4.0$ мкм; *конидии* эллипсоидальные, иногда с небольшой перетяжкой посередине, $6\text{—}10 \times 2.0\text{—}2.5$ мкм (табл. XVII, A).

Типовой хозяин — *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench [= *Cassandra calyculata* (L.) D. Don], (Ericaceae), США.

На *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench — Европ. ч. (Арханг., Карелия, Лен., Новгор., Смол., Тат.). Зап. Сибирь (Томск.); Вост. Сибирь (Иркут., Краснояр.); Дальн. Восток (Амур.).

— Европа (Латвия, Финляндия, Швеция, Эстония); Сев. Амер. (США, Канада).

Обычно регистрируется во всех районах произрастания хозяина.

7. *Exobasidium cassiopes* Peck, Ann. Rep. New York State Mus. 45 : 84. 1892; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* sensu auct. p. p.;

E. myrtilli sensu auct. p. p., *E. andromedae* P. Karst. sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* var. *arctostaphyli* sensu Savile, 1959; *E. vaccinii-myrtillii* f. Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 42.

Икон.: Juel, 1912, pl. 7; Kobayasi et al., 1969, fig. 70, a—c («*E. vaccinii* var. *myrtilli*»); Nannfeldt, 1981, фронтиспис.

Инфицированные разрозненные годовичные побеги, вначале зеленоватые, позднее розовато-белые или даже полностью белые; пораженные листья неправильной формы (до 6×3 мм), мясистые, восковидные, мягкие и утолщенные, целиком покрываемые гимением; инфицированные листья неотчетливо выделяются от стеблей; *базидии* булабовидные, постепенно сужающиеся к основанию, $25.0—35.0 \times 7.0—7.5$ мкм с 3—4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, слабо согнутые по всей длине, $10—16 \times 2.5—3.5$ мкм, с отчетливо оттянутым хиларным придатком, часто с 1—3 септами; *конидии* палочковидные, $5—6 \times 0.8—1.5$ мкм (табл. XX, С; рис. 9, 10, F).

Типовой хозяин — *Cassiope mertensiana* (Bong.) D. Don (Ericaceae), США.

На *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — Европ. ч. (Карелия, Мурман.); Дальн. Восток (Чук.).

— Европа (Фенноскандия, Шпицберген); Сев. Амер. (Гренландия, Канада, Аляска, США).

В Фенноскандии этот вид очень обычен на *C. tetragona*, встречаясь часто вместе с *E. hyrogenum* и, по-видимому, более обычен из них. На Шпицбергене достигает $79^{\circ} 23'$ с. ш.; в арктической Канаде — $81^{\circ} 49'$ с. ш.

8. *Exobasidium caucasicum* Woron., Вестн. Тифл. Ботан. сада 51 : 3. 1920; *E. pentasporium* sensu Tranzchel, 1914.

Лит.: Воронихин, 1921; Woronichin, 1926; Nannfeldt, 1981, p. 42.

Икон.: Воронихин, 1921, рис. 1, 2.

Гимений в виде мучнистого беловатого налета на нижней стороне молодых, бледно-желтых листьев, расположенных на слабodeформированных побегах; *базидии* булабовидные с 2—4 (5) стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, широкоэллипсоидальные, $13—18 \times 5.0—5.5$ мкм, с отчетливым косооттянутым хиларным придатком, часто с одной или двумя септами; *конидии* веретеновидные, $5—10 \times 1.5—3.0$ мкм.

Типовой хозяин — *Rhododendron caucasicum* Pall. (Ericaceae), Грузия.

На *Rh. aureum* Georgi — Вост. Сибирь (Саяны); Дальн. Восток (Камчатка).

— Европа (Грузия).

На листьях вечнозеленых видов рододендронов. Н. Н. Воронихин (Woronichin, 1926) подтвердил идентичность кавказских и камчатских образцов *E. caucasicum*, объясняя разорванность ареала миграцией рододендрона в ледниковую эпоху. В гербарии LE имеется образец, собранный К. Е. Мурашкинским в 1927 г. на листьях *Rhododendron chrysanthum* Pall. в Саянах («Таскыл-Конен») (LE 37573) и определенный им как *E. caucasicum*. К сожалению, базидиоспор у данного образца выявить не удалось, в связи с чем сохраняется возможность принадлежности этого образца к *E. burtii*.

9. *Exobasidium decolorans* Harkn., Bull. Calif. Acad. Sci. 1 : 31. 1884.

Лит.: Savile, 1959, p. 651.

На листьях образуются бледные, округлые негипертрофированные пятна, 5—15 мм в диам.; на нижней стороне листьев появляется беловатый мучнистый налет; *базидии* цилиндрические, 18—35 × 6.5—8.5 мкм, с (2)3—5(6) мкм стеригмами длиной 3.5—5.0 мкм; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, равномерно согнуты по всей длине, от почти цилиндрических до банановидных, 14.5—22.0 × 4.2—6.5 мкм; 1—3(4)-клеточные, *конидии* многочисленные, игловидные или узкоэллипсоидальные, 9—14 × 0.8—1.5 мкм.

Типовой хозяин — *Rhododendron occidentale* Gray (Ericaceae), США.

На *Rhododendron mucronulatum* Turcz. — Дальн. Восток (Примор.) (Райт-Вийр, 1967). — Сев. Амер. (Канада, США — Тихоокеанское побережье).

Данный вид по симптомам поражения и обитанию на видах рододендронов близок к *E. burtii*, отличаясь от последнего более мелкими базидиоспорами, равномерно изогнутыми по всей длине (см. рис. 9). От *E. vaccinii* sensu lato хорошо отличается более крупными базидиоспорами.

10. *Exobasidium dubium* Racib., Kosmos 34 : 1172. 1909; *Exobasidium* sp. Magnus, 1900; *E. vaccinii* f. *rhododendri flavi* Bubák, 1909; *E. magnusii* Woron., 1913; *Microstroma magnusii* (Woron.) Jacz., 1917.

Лит.: Воронихин, 1913; Savile, 1959, p. 650; Nannfeldt, 1981, p. 43.

Икон.: Magnus, 1900, табл. 48, fig. 5, 6 («*Exobasidium* sp.») Воронихин, 1913, fig. 2. («*E. magnusii* Woron.»).

Пятна на листьях мелкие, округлые, около 1—4 мм в диам., несколько утолщенные, бледно-желтовато-бурые до красноватых; гимений на нижней стороне пятен; *базидии* 6.2—11.0 мкм ширины с 3—5 стеригмами, выступающие пучками по 2—4 с нижней поверхности листа; стеригмы 2.5—3.5 × 1.4—2.2 мкм; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, прямые, почти цилиндрические или несколько согнутые по длине, довольно крупные, 18—24 × 4.2—5.0 мкм, часто с 1—2 септами; хиларный придаток выражен неотчетливо; *конидии* обильные, игловидные, 5—9 × 0.7—1.5 мкм (табл. XVII, B).

Типовой хозяин — *Rhododendron luteum* Sweet [= *Rh. flavum* G. Don; *Azalea pontica* L.] (Ericaceae), Польша.

На *Rhododendron luteum* Sweet — Европ. ч. (Краснодар., окр. Сочи.); Кавказ (Ставроп., окр. г. Кисловодска) — Европа (Грузия, Польша); Азия (Турция); (Сев. Амер. — шт. Нью-Джерси).

Вид описан в 1909 г. Рациборским (Raciborski, 1909) на листьях реликтового листопадного кустарника *Azalea pontica* L. (= *Rhododendron luteum* Sweet) в Польше, в Сандомирском лесу (50° 18' с. ш., 39° 56' зап. д.). Ранее этот вид был зарегистрирован (как *Exobasidium* sp.) на Кавказе П. Магнусом в окрестностях Батуми (Грузия) (Magnus, 1900).

В России данный вид был впервые обнаружен в окрестностях г. Сочи и описан как *Exobasidium magnusii* Woron. (Воронихин, 1913). П. Нагорный нашел его в Ставропольском крае, в окрестностях г. Кисловодска. Эти две находки остаются пока единственными на территории современной России и в настоящее время.

В диагнозе, приводимом Наннфельдтом (Nannfeldt, 1981, p. 51), отмечается, что базидии данного вида могут иметь 3 септы. Однако в наших образцах встречались базидиоспоры с одной, реже с двумя септами; многие базидиоспоры были одноклеточными. Как отмечает Д. Севиль (Savile, 1959, p. 650), *E. dubium* (как *E. warmingii*) относится к группе видов (*E. burtii*, *E. decolorans*, *E. canadense*), паразитирующих на листопадных рододендронах и вызывающих пятнистость листьев.

11. *Exobasidium empetri* S. Ito et H. Ōtani, Trans. Myc. Soc. Japan 8 : 3. 1958.

Лит.: Savile, 1959, p. 653; Nannfeldt, 1981, p. 44.

Икон.: Ito, Ōtani, 1958, fig. a, b; Savile, 1959, fig. 10.

Инфицированные годовичные побеги с гипертрофированными, уплощенными листьями от желтых до ярко-красных; гимениальный слой на нижней стороне листьев; *базидии* 28—40 × 6.0—8.0 мкм обычно с двумя прямостоячими или слабо отклоняющимися стеригмами 8.5—11.0 мкм дл. и 3.0—3.5 мкм шир.; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, крупные, эллипсоидальные, всегда несептированные, с косо оттянутым хиларным придатком, некоторые базидиоспоры с каплями или зернистым содержимым, 14.0—18.0 × 6.0—8.0 мкм, обычно с одной или реже с 2—3 септами, с косо оттянутым хиларным придатком; *конидии* отсутствуют (см. рис. 9).

Типовой хозяин — *Empetrum nigrum* L. var. *japonicum* (Siebold et Zucc. ex C. Koch) Tzvel. [= *E. sibiricum* var. *japonicum* (Siebold et Zucc. ex C. Koch) Tzvel. (Empetraceae) — Россия, о. Сахалин.

На *E. sibiricum* var. *japonicum* (Siebold et Zucc. ex C. Koch) Tzvel. — Дальн. Восток (Сахал., Хабар.).

Empetrum nigrum L. (s. l.) — Азия (Япония); Сев. Амер. (Канада, остров Королевы Шарлотты).

Гриб Европы не достигает, хотя хозяин широко распространен по Голарктике. Обитание данного вида на представителе семейства Empetraceae свидетельствует в пользу происхождения этого семейства от Ericaceae (Savile, 1959). Данный вид по форме базидиоспор и двум стеригмам, располагающимся на базидии, близок к виду *E. vaccinii-uliginosi*, отличаясь от последнего более мелкими базидиоспорами с одной (двумя) септами.

12. *Exobasidium expansum* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 44. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* b Juel, 1912; *E. myrtilli* «ulig.» Sundström, 1964.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 44.

Поражается не все растение целиком, а только отдельные стебли или главные ветви, обнаруживающие незначительные нарушения ветвления; пораженные листья обычно мельче здоровых, от бледно-зеленых до красноватых на вершине, с густым беловатым гимением между жилками на нижней стороне листьев; *базидии* с 2—4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, от банановидных до аллантоидных, слегка согнутые по всей длине, 9—15 × 2.5—4.0 мкм, обычно с одной септой; *конидии* палочковидные, 5—9 × 1.0—2.0 мкм.

Типовой хозяин — *Vaccinium uliginosum* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Vaccinium uliginosum* L. — Европ. ч. (Лен., Мурм.); *V. minus* (Lodd.) Worosch. — Дальн. Восток (Камч.).

— Европа (Австрия, Великобритания, Германия, Дания, Финляндия, Чехия. Швеция); Сев. Амер. (Канада, Аляска).

От более широко распространенного вида *E. vaccinii-uliginosi* Boud. отличается, помимо симптомов, также более мелкими базидиоспорами и базидиями.

(13). *Exobasidium gracilis* (Shirai) Syd., Ann. Myc. 10 : 277. 1912. — *E. camelliae* var. *gracilis* Shirai, 1896.

Икон.: McNabb, 1962, fig. 1, 2; Ezuka, 1990a, fig. 5, 6. («*E. gracile*»).

На листьях, цветоносах, лепестках и чашелистиках образуются мясистые крупные вздутия, более или менее округлые, до 7 см выс. и 4 см шир.; эпидермис снизу листа отслаивается от ткани и часто висит у черешка; на пораженных листьях формируется белый восковидный налет, который в дальнейшем становится розовым, затем чернеет, и лист засыхает; мицелий гриба бесцветный, разветвленный, 1.0—1.2 мкм в диам.; базидии цилиндрические с 2—4 стеригмами, 140—170 × 7—8 мкм; базидиоспоры гладкие, бесцветные, цилиндрические, одноклеточные, 15—19 × 4.5—7.0 мкм (табл. XVIII, В).

Типовой хозяин — *Camellia sasanqua* Thunb. (Theaceae), Япония.

— Европа (Грузия); Азия (Индия, Китай, Япония); Сев. Амер. (США); Австрал. (Нов. Зеландия).

Продолжительность заболевания (от появления первых признаков до засыхания листа) 20—25 дней (Хеладзе, 1965; 1975). Мицелий после зимовки в спящих почках при их раскрытии сразу переходит в ткань листа, распространяясь по клеткам и межклетникам. Засохшие почерневшие листья долго висят на растении. От близкого вида *E. camelliae* отличается более тонкими базидиями и более короткими и узкими базидиоспорами (McNabb, 1962). В Японии на листьях *Camellia japonica* L. известен вид *E. nudum* (Shirai) S. Ito et H. Otani, 1955, не образующий галлов (Ezuka, 1990a). На *Camellia sasanqua* Thunb. описан вид *E. sasanquae* Hara et Ezuka, 1959 с базидиями 100—150 × 5—7 мкм, с 4—6 стеригмами и мелкими базидиоспорами 9—14 × 3—5 мкм.

14. *Exobasidium horvathianum* (F. Thomas) Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 45. 1981. — *E. discoideum* Ell. var. *horvathianum* F. Thomas; 1897; *E. discoideum* sensu auct. eur.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 45; Воронихин, 1927.

Икон.: Thomas, 1897, fig. 1—3; Magnus, 1900, табл. 48, fig. 1—4 («*E. discoideum*»); Raciborski, 1909, fig. 1, 2 («*E. discoideum*»).

На листьях формируются крупные мясистые неправильные и многообразные по форме галлы до 7 см в ширину и 3 см высотой, от бледно-желтых до оранжево-красных, узким основанием прикрепленные к срединной жилке; базидии 6—7 мкм ширины, обычно с 4 стеригмами; базидиоспоры гладкие, бесцветные, прямые или банановидные, слегка согнутые, 13—14 × 3 мкм, сначала с одной, позже с 3 септами (табл. XIX, А).

Типовой хозяин — *Rhododendron luteum* Sweet (= *Rh. flavum* G. Don; *Azalea pontica* L.) (Ericaceae), Грузия.

— Европа (Кавказ, Великобритания, Польша, Украина); Азия (Турция).

Распространен, по-видимому, по всему ареалу своего листопадного хозяина. Пачоский (1910) на основании нахождения М. Рациборским этого вида (как «*Exobasidium discoideum* Ell.») на листьях *Rhododendron luteum* Sweet (= *Azalea pontica* L.) в Польше (Сандомирский лес) отмечал, что факт совместного обитания реликтового кустарника с реликтовыми паразитами может служить доказательством того, что данный вид растения является действительно реликтом, так как занос паразита с семенами для этих видов невозможен. Позднее *E. horvathianum* также отмечен для Украины в Ровенской обл. (Зерова, 1951).

15. *Exobasidium hypogenum* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 45. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. cassiopes* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* f. Juel, 1919.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 45.

Икон.: Nannfeldt, 1981, фронтиспис.

Поражаются разрозненные годичные побеги; листья на вершине побегов сильно увеличены в размерах (до 10×6 мм), мягкие, тонкие, уплощенные, с волнистыми краями, треугольными или копьевидными основаниями; зеленовато-белые и ярко-красные; гимений всегда на их нижней стороне; *базидии* обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, почти прямые или банановидные, слегка согнутые, $13\text{—}16 \times 2.5\text{—}4.0$ мкм, очень редко с одной септой; *конидии* палочковидные, $4\text{—}11 \times 0.8\text{—}2.0$ мкм (табл. XVIII, A).

Типовой хозяин — *Cassiope tetragona* (L.) D. Don (Ericaceae), Швеция.

На *Cassiope tetragona* (L.) D. Don — Европ. ч. (Мурм.). На *Cassiope redwoskii* (Cham. et Schlecht.) G. Don fil. — Дальн. Восток (Амур., Хабаров.).

— Европа (Швеция, Фенноскандия, Шпицберген); Сев. Амер. (Гренландия, Аляска, Канада); Азия (Непал).

16. *Exobasidium japonicum* Shirai, Bot. Mag. (Tokyo) 10 : 52. 1896; *E. vaccinii* var. *japonicum* McNabb, 1962; *E. japonicum* var. *hypophyllum* Ezuka, 1990; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. discoideum* sensu auct. eur. p. p.; *E. azaleae* sensu auct. eur. p. p.

Лит.: McNabb, 1962, p. 267; Nannfeldt, 1981, p. 46; Booth, Descr. Fungi, 1983, N 780.

Икон.: McNabb, 1962, text-fig. II, fig. 1, Plate 1, fig. 2; Ezuka, 1990b, fig. 1—3; Fox, 1993, fig. 1; Ing, 1998, fig. 1.

Поражает молодые почки и листья, которые деформируются, превращаясь в значительные, бледные, мясистые, слегка розовеющие галлы разнообразной формы до 3 см в диам., покрытые беловатым гимением; *базидии* в пучках по 3—8, цилиндрические, $37\text{—}50 \times 6\text{—}9$ мкм с 4—5 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, цилиндрические или слегка согнутые по всей длине, $12\text{—}20 \times 3.0\text{—}4.5$ мкм, вначале одноклеточные, позднее с одной септой; *конидии* игловидные, $5\text{—}20 \times 1.0\text{—}3.0$ мкм (рис. 11, B).

Типовой хозяин — *Azalea indica* hort. (cult.) [= *Rhododendron indicum* Sweet] (Ericaceae), Япония.

— Европа (Великобритания, Румыния, Украина); Азия (Китай, Япония); Юж. Амер. (Аргентина); Австрал. (Нов. Зеландия).

На культивируемых вечнозеленых азалиях азиатского происхождения во всех странах. Гриб, как и его хозяин, является типичным интродуцентом. В России гриб был выявлен в Фондовой оранжерее Главного ботанического сада, Москва (Селочник, Синадский, 1978). К заболеванию практически восприимчивы все сорта. Гриб известен в Европе с 1910-х годов. Продолжительность заболевания (от проявления первых признаков до усыхания листьев) 20—25 дней, и к середине лета пораженные листья обычно опадают. Повторных инфекций в течение вегетации не происходит. При поражении почек рост побегов приостанавливается (Graafland, 1960). При исследовании этого вида в культуре установлен его гомоталлизм (Graafland, 1953, 1957). Моноспоровые (базидиоспоровые) культуры гриба способны к инфекции, осуществляя при инокуляции хозяина полный цикл развития гриба на растении. Детально исследована ультраструктура гриба при его развитии в тканях растения (Calonge, La Torre, 1967). По морфологии этот вид весьма близок к *E. vaccinii*, в связи с чем некоторые авторы рассматривают *E. japonicum* в качестве разновидности последнего.

Следует отметить, что систематика видов *Exobasidium* на видах *Rhododendron* разработана слабо. В Японии на туземных видах *Rhododendron* описан ряд редких видов этого рода. Возможно нахождение некоторых из них на территории Дальнего Востока, а также в дендрариях и ботанических садах. Среди них *E. yoshinagai* P. Henn., 1902; *E. otanianum* Ezuka, 1991; *E. cylindrosporum* Ezuka, 1990; *E. kawanense* Ezuka, 1990 (Ezuka, 1990a, b, 1991a, b).

17. *Exobasidium juelianum* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 47. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* c Juel, 1912; *E. myrtilli* «vit. id.» Sundström, 1964.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 47.

Икон.: Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, 72.

Инфекция системная. Растения с сильно укороченными, обильно ветвящимися побегами; листья тонкие и мягкие с морщинистыми краями, полностью ярко-красного цвета; базидии цилиндрические, извилистые, 25—45 × 4—6 мкм с 4—6 стеригмами; базидиоспоры гладкие, бесцветные, почти цилиндрические, некоторые из них неправильно изогнутые, 9—14 × 2.5—3.0 мкм с одной или с несколькими септами; отдельные базидиоспоры отпочковывают палочковидные конидии 5—10 × 0.8—1.5 мкм (рис. 11, С).

Типовой хозяин — *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Vaccinium vitis-idaea* L. — Европ. ч. (Мурм.).

— Европа (Австрия, Великобритания, Германия, Фенноскандия, Швейцария).

На данном виде растения-хозяина развивается также *E. splendidum* Nannf., который поражает целиком растение, но имеет более крупные базидиоспоры (20—27 × 6.0—11.5 мкм). *E. vaccinii*, также поражающий

V. vitis-idaea L., инфицирует лишь отдельные листья с образованием на них галлообразных вздутий. В Швейцарии зарегистрирован на высоте 1400 м.

18. *Exobasidium karstenii* Sacc. et Trotter ap. Sacc., Syll. Fung. 21 : 420, 1912; *E. andromedae* P. Karst. ap. Thüm., 1878 (nom. nud.); *E. vaccinii* ssp. *andromedae* P. Karst. 1882; *E. karstenii* Lind, 1913; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* e Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 48.

Икон.: Nannfeldt, 1981, фронтиспис; Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 72.

Побеги разрозненные или скученные, часто произрастающие из подземных частей растения; листья значительно расширены, мягкие и тонкие с недифференцированным мезофиллом, темно-голубовато-пурпурные (нередко почти черные); *базидии* обычно булабовидные, $35—50 \times 3.5—5.0$ мкм с 2—4 стеригмами, *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, слегка согнутые, $11—18 \times 2.5—3.5$ мкм, некоторые с 1—4 септами, иногда отпочковывают палочковидные *конидии* $10—13 \times 1.0—1.5$ мкм (рис. 11, D).

Типовой хозяин — *Andromeda polifolia* L. (Ericaceae), Финляндия.

На *Andromeda polifolia* L. — Европ. ч. (Арханг., Карелия, Лен., Мурм., Новгор., Перм., Твер.); Дальн. Восток (Хабар.).

— Европа (Австрия, Великобритания, Германия, Норвегия, Румыния, Финляндия, Франция, Швейцария, Швеция, Эстония); Сев. Америка (Канада, США (Аляска)).

На данном растении обитает близкий, реже встречающийся вид *E. sundstroemii* с более мелкими базидиоспорами. Кроме того, листья, инфицированные этим видом, лишь незначительно увеличиваются в размерах.

19. *Exobasidium ledi* P. Karst., Grevillea 7 : 65. 1878.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 49.

Икон.: Juel, 1912, fig. e.

На листьях мелкие, бледные, слегка утолщенные пятна около 0.5 см в диам.; гимений на нижней стороне листьев; *базидии* обычно длинные, до 100 мкм, с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные или только слегка согнутые в основании, $12—15 \times 2.5—4.5$ мкм; *конидии* палочковидные, $4—6 \times 1.0—1.2$ мкм (табл. XXI, B).

Типовой хозяин — *Ledum palustre* L. (Ericaceae), Финляндия.

На *Ledum palustre* L. — Зап. Сибирь (Иркут., Томск., Тюм.); Дальн. Восток (Камч., Магад.), *L. nурoleucum* Ком. — Дальн. Восток (Хабар.).

— Европа (Норвегия — по границе с Россией), Финляндия; Сев. Америка.

В Северной Америке (Канада, Аляска, вост. штаты США) этот вид вызывает на листьях *L. decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud. мелкие, но отчетливо выраженные галлы.

20. *Exobasidium myrtilli* Siegmund, Mitt. Ver. Naturf. Reichenberg: 19, 1879; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu auct. p. p.; *Fusidium vaccinii* Fuckel, 1861 p. p.; *E. vaccinii* var. *myrtilli* Thüm., 1872 (nom. nud.);

E. vaccinii f. *ramicola* F. Thomas, 1897; *E. andromedae* P. Karst. f. *vaccinii* *myrtilli* Maire, 1908.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 50.

Икон.: Ing, 1998, fig. 2.

Инфекция системная. Побеги несколько длиннее и более прямо расположенные, чем обычно; листья в большинстве случаев увеличены в размерах, от бледно окрашенных до ярко-красных; листья иногда уменьшены в размерах, и тогда они все ярко-красные; *базидии* обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, почти прямые или банановидные, с хорошо выраженным хиларным придатком, $10\text{—}16 \times 1.5\text{—}4.0$ мкм, с одной, впоследствии с тремя септами; *конидии* палочковидные, $5\text{—}11 \times 0.8\text{—}1.5$ мкм (табл. XXII, A).

Типовой хозяин — *Vaccinium myrtillus* L. (Ericaceae), Чехия.

На *Vaccinium myrtillus* L. — Европ. ч. (Карелия, Лен., Мурман.); Дальн. Восток (Хабар.).

— Европа (Австрия, Бельгия, Великобритания, Германия, Ирландия, Норвегия, Фенноскандия, Чехия).

21. *Exobasidium oxycocci* Rostr. ex Shear, U. S. Dept. Agric. Bur. Pl. Ind. Bull. 110 : 35. 1907; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu Jaar p. p.; *E. vaccinii* f. *ramicola* F. Thomas, 1897 p. p.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 52.

Икон.: Lind, 1913, pl. 6; Begerow et al., 2002, p. 192.

Поражаются разрозненные годичные побеги, которые становятся прямостоячими и несут сильно деформированные мелкие розоватые листья; *базидии* от цилиндрических до булавовидных, обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, слабо изогнутые или банановидные, $12\text{—}15 \times 3.0\text{—}3.5$ мкм, с 1—3 септами; *конидии* палочковидные, $6\text{—}10 \times 1.0\text{—}1.5$ мкм (табл. XXII, B; XXIII; рис. 12, A).

Типовой хозяин — *Охусоссус palustris* Pers. (Ericaceae), Дания.

На *Охусоссус palustris* Pers. — Европ. ч. (Карелия, Лен., Перм., Псков.).

— Европа (Великобритания, Германия, Дания, Норвегия, Финляндия, Чехия, Швейцария, Швеция, Эстония); Сев. Амер. (США — на *Vaccinium macrocarpum* Ait.).

22. *Exobasidium pachysporum* Nannf., Symb. Bot. Upsal. 23, 2 : 54. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* f. *circumscripta* F. Thomas, 1897 p. p.; *E. vaccinii* b Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 54.

Икон.: Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 74.

На листьях мелкие, заметно утолщенные *пятна* (до 0.5 см в диам.) с розовато-красными и желтыми окаймлениями; *базидии* цилиндрические, несколько выпукло-вогнутые, $50\text{—}55 \times 4.5\text{—}5.5$ мкм с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, эллипсоидальные или цилиндрические, $11\text{—}17 \times 3\text{—}5$ мкм, с одной септой, некоторые базидиоспоры почкуются; *конидии* палочковидные, $6\text{—}9 \times 1.0\text{—}1.5$ мкм (рис. 12, B).

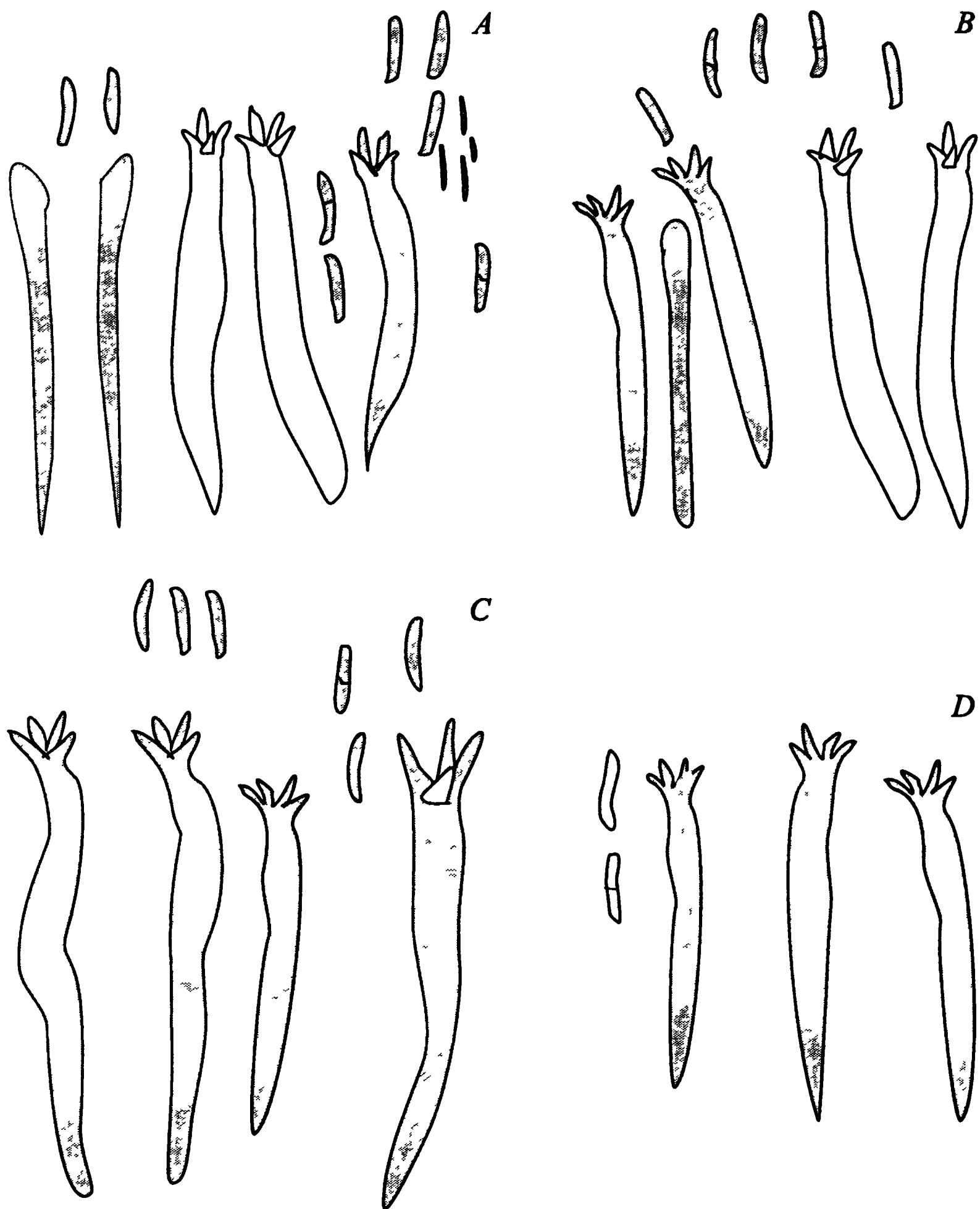


Рис. 12. Базидии и базидиоспоры видов Exobasidiales.

A — *Exobasidium oxycocci*; *B* — *E. pachysporum*; *C* — *E. rhododendri*; *D* — *E. rostrupii*. $\times 1200$.

Типовой хозяин — *Vaccinium uliginosum* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Vaccinium uliginosum* L. — Европ. ч. (Арханг., Карелия, Коми, Лен., Твер.); Дальн. Восток (Амур., Хабаров.), *V. ovalifolium* Smith — Дальн. Восток (Амур.).

— Европа (Австрия, Германия, Литва, Польша, Румыния, Фенноскандия, Франция, Чехия, Швейцария); Сев. Америка (США).

На этом виде растения встречаются также *E. vaccinii-uliginosi* Boud. и *E. expansum* Nannf., но они поражают растение полностью или большую его часть.

(23). ***Exobasidium pentasporium*** Shirai, Bot. Mag. (Tokyo) 10 : 53. 1896; *Microstroma pentasporium* Shirai, 1939.

Лит.: Woronichin, 1926, p. 294; Nannfeldt, 1981, p. 55.

Икон.: Ezuka, 1990b, fig. 4, a—f, 5; Nagao et al., 2001, fig. 2, c—d; fig. 4; fig. 5, d.

Поражаются побеги с образованием «ведьминых метел»; листья на инфицированных побегах несколько бледнее нормальных и более утолщены; *базидии* от булабовидных до цилиндрических, 15—23 × 5—6 мкм; *стеригмы* 2.0—2.5 мкм в диам. и 3.5—5.5 мкм выс. располагаются почти вертикально по отношению к *базидии*; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, эллипсоидальные, 14—17 × 3—5.5 мкм по 4—6 (чаще 5) на каждой *стеригме*; одноклеточные, когда располагаются на *базидии*, после отпадения имеют одну, реже две септы.

Типовой хозяин — *Rhododendron indicum* Sweet (Ericaceae), Япония.

В. Г. Траншель (1914) на Камчатке на листьях *Rh. chrysanthum* Pall. отмечал *E. pentasporium*. Однако образцы этого гриба относятся к *E. caucasicum* Woron. (Woronichin, 1926; Nannfeldt, 1981). К виду *E. pentasporium* близок вид *Exobasidium nobeyamense* Nagao et Ezuka, 2001, также вызывающий на японских рододендронах образование «ведьминых метел», но отличающийся способом прорастания *базидиоспор* и числом септ на них (Nagao et al., 2001).

— Азия (Китай, Япония).

(24). ***Exobasidium phyllodoces*** (Savile) Savile, Canad. J. Bot. 54, 9 : 973. 1976. — *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boud. var. *phyllodoces* Savile, 1959.

Лит.: Savile, 1959, p. 653; 1976, p. 973.

Икон.: Savile, 1959, fig. 8 («*E. vaccinii-uliginosi* var. *phyllodoces*»).

Инфекция системная. Листья на инфицированных побегах обесцвеченные, длиннее и несколько шире нормальных; *базидии* крупные, от цилиндрических до булабовидных, 5.0—6.0 мкм ширины с двумя довольно толстыми *стеригмами* 5.0—7.5 мкм длины; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, крупные, эллипсоидальные, всегда несептированные, с косо оттянутым хиларным придатком; некоторые *базидиоспоры* с каплями или зернистым содержимым, 13—18 × 4.5—6.0 мкм; *конидии* отсутствуют (см. рис. 9).

Типовой хозяин — *Phyllodoce empetrifomis* (J. E. Sm.) D. Don (Ericaceae), Канада.

На *Phyllodoce empetrifomis* (J. E. Sm.) D. Don — США, Канада.

Этот американский вид имеет сходство с *E. vaccinii-uliginosi*, поскольку оба вида имеют крупные *базидии* с двумя *стеригмами*. Однако *базидиоспоры* и *базидии* у *E. phyllodoces* несколько мельче, чем у *E. vaccinii-uliginosi* (Savile, 1959). Возможно нахождение этого вида на *Phyllodoce caerulea* (L.) Bab. на севере Дальнего Востока России.

25. *Exobasidium rhododendri* (Fuckel) C. E. Cramer ap. Geyler, Bot. Zeitschr. 32 : 324. 1874. — *E. vaccinii* c. *rhododendri* Fuckel, 1873; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. rhododendri* Quél., 1886; *E. vaccinii* f. *rhododendri* (C. E. Cramer) W. Voss., 1890.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 55.

Икон.: Eftimiu, Kharbush, 1927, fig. 7; Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 74; Ing, 1998. Fig. 3.

На листьях формируются крупные более или менее округлые мясистые, лишенные хлорофилла, часто ярко-красные *галлы* до 3 см в диам., обычно на нижней стороне; *базидии* цилиндрические, утолщенные, $40\text{—}50 \times 8\text{—}12$ мкм с 4, реже с 5—6 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, несколько согнутые, $12\text{—}15 \times 3\text{—}4$ мкм, с 1 септой, нередко почкующиеся прямо в гимении; *конидии* палочковидные, $5\text{—}9 \times 1.5\text{—}2.0$ мкм (рис. 12, С).

Типовой хозяин — *Rhododendron ferrugineum* L. (Ericaceae), Швейцария.

Rhododendron ferrugineum L., *Rh. hirsutum* L. (и их гибриде) — Европ. ч. (Лен. — Санкт-Петербург, Ботанический сад). На *Rhododendron dauricum* L. — Дальн. Восток (Амур., Примор.).

— Европа (Великобритания, Дания, Норвегия, Польша, Румыния, Финляндия); Азия (Шри Ланка, Япония); Юж. Амер. (Чили).

В ботанических садах и дендрариях довольно редок. Обычен в Альпах и Пиренеях. В Румынии отмечен на *Rh. myrtifolium* Schott et Kotschy (Negrean, 1993). Детально изучено развитие данного вида в тканях *Rh. ferrugineum* L. (Patrignani et al., 1989).

26. *Exobasidium rostrupii* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 56. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. oxycocci* Rostr., 1906 p. p.; *E. vaccinii* f. *circumscripta* F. Thomas, 1897 p. p.; *E. vaccinii* d Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 56.

Икон.: Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 74.

На листьях формируются мелкие *пятна*, редко более 3 мм, слегка утолщенные, красноватые в середине; *базидии* почти цилиндрические или булабовидные, $18\text{—}25 \times 2.5\text{—}4.0$ мкм с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, некоторые только слегка согнутые, $10\text{—}13 \times 2.5\text{—}3.0$ мкм, одноклеточные, но иногда с одной септой; *конидии* палочковидные, $6\text{—}8 \times 1.0\text{—}1.5$ мкм (табл. XXI, А; рис. 12, D).

Типовой хозяин — *Oxycoccus palustris* Pers. (Ericaceae), Швеция.

На *Oxycoccus palustris* Pers. — Европ. ч. (Лен., Новгор., Твер.); Дальн. Восток (Сахал.).

— Европа (Австрия, Великобритания, Дания, Ирландия, Латвия, Норвегия, Польша, Румыния, Финляндия, Чехия, Швеция); Сев. Амер. (США).

Вид распространен весьма широко. На данном виде хозяина развивается также более редкий вид *E. oxycocci* Rostr. ex Shear, инфицирующий полностью все побеги.

27. *Exobasidium savilei* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 57. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. cassandrae* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-myrtilli* g Juel, 1912.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 57.

Инфицированные годовичные побеги обычно кустистые, листья на их вершине умеренно утолщенные, беловатые до красноватых; *базидии* от цилиндрических до булавовидных 5 мкм ширины обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, прямые или банановидные, слегка согнутые, $10\text{—}13 \times 2.5\text{—}4.0$ мкм, часто с одной септой; *конидии* палочковидные, $5\text{—}9 \times 0.8\text{—}1.5$ мкм.

Типовой хозяин — *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench [= *Cassandra calyculata* D. Don], Финляндия.

На *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench — Европ. ч. (Перм., Яросл.).
— Европа (Швеция, Финляндия); Сев. Амер. (США, Канада).

28. *Exobasidium splendidum* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 58, 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* f. *ramicola* F. Thomas, 1897 p. p.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 58.

Икон.: Kobayasi et al., 1969, fig. 69, a—c («*E. vaccinii-uliginosi* Boud.»); Жуков, 1977, с. 153 («*E. vaccinii-uliginosi* Boud.»).

Годичные побеги обычно сросшиеся, с более мягкими несколько увеличенными в размерах полностью ярко-красными листьями; гимений на нижней стороне листьев; *базидии* булабовидные, крупные, $25\text{—}36 \times 8.5\text{—}9.5$ мкм с двумя стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, широкоэллиптические, крупные, $20\text{—}27 \times 6.0\text{—}11.5$ мкм, всегда несептированные, с косо оттянутым хиларным придатком; *конидии* неизвестны.

Типовой хозяин — *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Vaccinium vitis-idaea* L. — Европ. ч. (Мурм.); Зап. Сибирь (Алт., Тюм.); Дальн. Восток (Камч.).

— Европа (Альпы, Фенноскандия); Сев. Амер. (Гренландия, аркт. Канада).

Данный вид близок по микроскопическим признакам к *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boud., в связи с чем ранее они часто рассматривались как один вид. Для обоих видов характерны крупные базидии с двумя стеригмами, отчленяющими несептированные крупные базидиоспоры.

29. *Exobasidium sundstroemii* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 59. 1981.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 58.

Икон.: Nannfeldt, 1981, фронтиспис.

Пораженные побеги обычно скученные, лишь изредка произрастающие из подземных частей растения. Листья незначительно расширены или обычных размеров, светло-лиловые, розовые, часто с вкраплениями зеленого цвета; *базидии* булабовидные с 4, реже с 5 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, почти прямые, $9\text{—}13 \times 1.5\text{—}3.5$ мкм, с 1(3) септами; *конидии* палочковидные, $7\text{—}11 \times 0.8\text{—}1.2$ мкм.

Типовой хозяин — *Andromeda polifolia* L. (Ericaceae), Швеция.

На *Andromeda polifolia* L. — Европ. ч. [Карелия — (Nannfeldt, 1981)], Арханг.

— Европа (Германия, Норвегия, Финляндия, Швеция, Эстония).

30. *Exobasidium sydowianum* Nannf., Symbol. Bot. Upsal. 23, 2 : 60. 1981; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. arctostaphyli* sensu auct. p. p.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 60.

Икон.: Juel, 1912, pl. 7.

Пятна на листьях мелкие, утолщенные, вначале красные на вершине; кутикула листьев вскоре отслаивается, и пятна становятся оранжево-бурыми или серыми, обнажая скопления мицелия. Изредка встречаются отдельные полностью инфицированные побеги с листьями темно-красных оттенков; *базидии* с 2—4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, почти цилиндрические, согнутые в основании, $11\text{—}17 \times 3.0\text{—}4.0$ мкм с одной септой; *конидии* палочковидные, $7\text{—}11 \times 0.8\text{—}1.3$ мкм (табл. XX, В).

Типовой хозяин — *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (Ericaceae), Швеция.

На *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. — Европ. ч. (Арханг., Карелия, Лен., Мурман.); Дальн. Восток (Сахал.).

— Европа (Австрия, Великобритания, Фенноскандия, Швейцария).

На толокнянке несколько реже встречается также вид *Exobasidium uva-ursi* (Maire) Juel, отличающийся, помимо симптомов, более крупными спорами.

(31). *Exobasidium unedonis* Maire, Bull. Stat. Rech. Forest. Nord Afrique 1 : 123. 1916.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 61.

Инфицированные побеги собраны в пучки, их листья более мелкие, чем здоровые, вначале желтовато-зеленые, позже красные; *базидии* булабовидные, обычно с 4 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные, $13\text{—}21 \times 4.0\text{—}6.0$ мкм, вначале одноклеточные, но позднее, как правило, с одной септой; *конидии* узкоцилиндрические, $6\text{—}10 \times 2.2\text{—}2.5$ мкм.

Типовой хозяин — *Arbutus unedo* L. (Ericaceae), Алжир.

— Европа (Великобритания, Кипр); Африка (Алжир, Ливия); Сев. Амер. (США).

Более обычен в садах Средиземноморья, но встречается также в садах умеренной зоны (Ing., 1994, 1998).

32. *Exobasidium uva-ursi* (Maire) Juel, Svensk Bot. Tidsskr. 6 : 386. 1912. — *E. andromedae* P. Karst. f. *uva-ursi* Maire, 1908; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii-uliginosi* sensu auct. p. p.; *E. arctostaphyli* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* var. *arctostaphyli* sensu Savile, 1959.

Лит.: Nannfeldt, 1981, p. 62.

Икон.: Juel, 1912, fig. c; Linder, 1947, fig. 5, a—c; Savile, 1959, fig. 2 (*E. vaccinii* var. *arctostaphyli*); Nannfeldt, 1981, фронтиспис.

Пораженные годовичные побеги образуют пучки, часто плотные и густые, более или менее прямостоячие, темно-красные: листья с гимением только на нижней стороне листьев; *базидии* булабовидные, с 2—3 довольно толстыми стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, почти прямые или слегка согнутые, $15\text{—}22 \times 5.0\text{—}5.4$ мкм с 1—3 септами; *конидии* $6\text{—}8 \times 2.0\text{—}3.0$ мкм (табл. XIX, B).

Типовой хозяин — *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (Ericaceae), Франция.

На *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. — Европ. ч. (Лен., Карелия, Мурман., Псков.).

Европа (Альпы, Балканы, Дания, Пиренеи, Фенноскандия); Сев. Амер. (Канада, США).

33. *Exobasidium vaccinii* (Fuckel) Woronin, Ber. Verh. Naturf. Ges. Freiburg 4 : 412. 1867. — *Fusidium vaccinii* Fuckel, 1861 (stat. conid.); *Exobasidium vaccinii* f. *circumscripta* F. Thomas, 1897 p. p.; *E. vaccinii* a Juel, 1912.

Лит.: Воронин, 1961, с. 36—42; Savile, 1959, p. 646; Nannfeldt, 1981, p. 63.

Икон.: Воронин, 1961; Жуков, 1977, с. 153—154; Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 72; Ing, 1998, fig. 4.

Листья со значительно гипертрофированными пятнами, часто в виде выпукло-вогнутых галлов (до 1 см в диам.) ярко-красных и вогнутых на верхней стороне листьев; на нижней стороне пораженные участки выпуклые, снежно-белые; часто деформируются стебли, которые утолщаются, искривляются и становятся белыми; изредка поражение распространяется на цветки и ягоды. Деформированный участок листа утолщается в 3—10 раз по сравнению с аналогичными участками нормальных листьев; *базидии* слабобулабовидные, почти цилиндрические, извилистые, $40\text{—}50 \times 5.5\text{—}6.0$ мкм, с 4—5 стеригмами; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, банановидные или только несколько согнутые, со слегка оттянутым хиларным придатком, $11\text{—}19 \times 2.5\text{—}4.5$ мкм, с одной или несколькими (до 5) септами, отдельные базидиоспоры почкуются; *конидии* палочковидные, $5\text{—}11 \times 1.0\text{—}1.5$ мкм (табл. XX, A; XXIV, A; рис. 9; 10, A).

Типовой хозяин — *Vaccinium vitis-idaea* L. (Ericaceae), Германия.

На *Vaccinium vitis-idaea* L. — Европ. ч. (Арханг., Башк., Владимир., Волог., Воронеж., Карелия, Лен., Моск., Мурман., Новгород., Перм., Псков., Самар., Саратов., Твер.); Зап. Сибирь (Алт., Новосибир., Томск.); Вост. Сибирь (Иркут., Краснояр. — окр. Минусинска, Читин.); Дальн. Восток (Амур., Камч., Магад., Примор., Хабаров.).

— Европа; Азия (Индия, Япония); Сев. Амер. (Аляска, Гренландия, Канада).

М. С. Воронин (1867) осуществил заражение брусники этим видом, нанося базидиоспоры на нижнюю поверхность молодых листьев; признаки гипертрофии тканей появлялись уже через 8 дней, а образование нового поколения базидиоспор наблюдалось через 22 дня с начала опыта. В лесах Ленинградской области распространенность экзобазидиоза в течение вегетации брусники невелика и составляет около 5 % (Аминев, Минкевич, 1980). Вид *E. vaccinii* отличается от двух других видов этого рода, паразитирую-

щих на бруснике, — *E. splendidum* Nannf. и *E. juelianum* Nannf., строго локальным поражением листьев.

34. *Exobasidium vaccinii-uliginosi* Boud. ap Boud. et E. Fisch., Bull. Soc. Bot. Fr. 4 : 244, 1894; *E. vaccinii* sensu auct. p. p.; *E. vaccinii* f. *ramicola* F. Thomas, 1897 p. p.

Лит.: Savile, 1959, p. 652; Parmelee, 1969; Nannfeldt, 1981, p. 64.

Икон.: Kobayasi et al., 1969, fig. 69, d—e; Breitenbach, Kränzlin, 1986. Vol. 2, p. 72.

Поражаются разрозненные годичные побеги, которые при этом несколько удлиняются; листья на вершине побегов от бледных до ярко-красных оттенков, подчас весьма значительно увеличены в размерах; гимений на нижней стороне листьев, густой, обильный, беловатый с розовыми тонами; *базидии* крупные, цилиндрические или несколько булавовидные, $70—80 \times 8—10$ мкм с двумя довольно толстыми стеригмами длиной $5.0—7.5$ мкм; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, крупные, эллипсоидальные, всегда не-септированные, с косо оттянутым хиларным придатком, некоторые базидиоспоры с каплями или зернистым содержимым, $18—22 \times 8—10$ мкм; *конидии* неизвестны (табл. XXIV, B; рис. 9; 10, B).

Типовой хозяин — *Vaccinium uliginosum* L. (Ericaceae), Швейцария.

На *Vaccinium uliginosum* L. — Европ. ч. (Мурм., Карелия, Краснодар., Перм.); Вост. Сибирь (Иркут.); Дальн. Восток (Камч., Магад., Сахал., Хабаров.).

Европа (Альпы, Дания, Исландия, Норвегия, Финляндия, Франция, Швеция, Швейцария); Сев. Амер. (Гренландия, Канада).

Данный вид хорошо отличается крупными базидиями с двумя стеригмами, а также крупными базидиоспорами. *E. expansum* Nannf., поражающий тот же вид растения-хозяина, отличается явно более мелкими базидиоспорами ($9—15 \times 2.5—4.0$ мкм). *E. vaccinii-uliginosi* приурочен преимущественно к высокогорным и высокоширотным регионам. В частности, в центральной Норвегии этот вид был обнаружен на высоте 1390 м над ур. м. В Хибинах и на Полярном Урале *E. vaccinii-uliginosi* достигает высоты 900—1000 м над ур. м.

(35). *Exobasidium vexans* Masee, Kew Bull. : 111, 1898.

Икон.: Gadd, Loos, 1948, fig. 1, A—O; Loos, 1951, fig. 1—9.

На листьях образуются светло-желтые, розоватые, реже красные, округлые *пятна*, 5—15 мм в диам., которые, разрастаясь, могут достигать 13 см в диам.; впоследствии пятна, покрытые гимением серого цвета, превращаются в пузыревидные образования, при этом их выпуклая поверхность обычно находится на нижней стороне листьев; позднее по черешкам заболевание распространяется также на чернеющие стебли и почки; *базидии* располагаются в пятнах, чаще на нижней поверхности листьев, цилиндрические, булавовидные с 2(3—4) шиповидными стеригмами, $(30)50—130 \times 3.5—6.0$ мкм; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, эллипсоидальные, двуклеточные, $13—27 \times 3.5—6.0$ мкм.

Типовой хозяин — *Thea sinensis* L. (Theaceae), Индия.

— Азия (Вьетнам, Индия, Китай, Малайзия, Непал, Пакистан, Таиланд, Шри Ланка, Япония); Африка (Уганда).

Опасный паразит, вызывающий заболевание, известное как «ожог листьев чая». Патологический процесс и образование базидиоспор на нижней поверхности листьев изучены Лусом (Loos, 1951). В СССР являлся объектом строгого карантина. В России в настоящее время культура чая имеет место только в ограниченном районе субтропиков Краснодарского края. В Японии и на Тайване на чайном кусте известен вид *Exobasidium reticulatum* Ito et Saw. с базидиоспорами $9\text{—}12 \times 3.0\text{—}3.5$ мкм, который в отличие от *E. vexans* галлов не образует (Ezuka, 1955). Обитание этих видов экзобазидиевых на представителях семейства Theaceae служит определенным подтверждением филогенетической близости семейств Ericaceae и Theaceae.

(4). Род *Kordyana* Racib.

Parasit. Alg. Pilze Java's (Jakarta) 2 : 35. 1900; *Lelum* Racib., 1900.

Лит.: Gäumann, 1922, S. 257—271; Donk, 1956, p. 117; Begerow et. al., 2002.

Пятна на листьях неправильной, часто округлой формы; мицелий внутриклеточный; гимений строматический с многочисленными удлинёнными парафизами, изогнутыми на конце; *базидии* в пучках, длинные цилиндрические, $22.8\text{—}30.4 \times 3.8\text{—}4.7$ мкм с двумя стеригмами; *базидиоспоры* бесцветные одноклеточные, эллипсоидальные, $6.7\text{—}7.6 \times 3.8\text{—}5.7$ мкм.

Типовой вид — *Kordyana pinangae* Racib., Индонезия.

Для рода характерны типичный для гомобазидиомицетов гимений с парафизами и слабо развитая строма. Близость этого рода к роду *Exobasidium* впервые отметил Гойман (Gäumann, 1922). В роде описано 5 видов, паразитирующих на видах из семейств Commelinaceae (роды *Commelina*, *Pollio*, *Tradescantia*) и Palmae (*Pinanga*), обитающих в тропиках Азии. В России представители рода *Kordyana* не обнаружены. Данный род иногда включают в семейство Brachybasidiaceae (Kirk et al., 2001).

(5). Род *Muribasidiospora* Kamat et N.M. Rajendren

Mycopath. Mycol. Appl., 36, 2 : 219. 1968.

Икон.: Rajendren, 1969, p. 1160 (Fig. 1, a—c) (*M. indica*); Begerow et al., 2002, p. 192.

Пятна на живых листьях округлые или неправильной формы; гимений на нижней стороне листьев, белый; *базидии* бесцветные, булабовидные с 2—4 стеригмами, выступающие на поверхность листьев через устья; *базидиоспоры* овальные или эллипсоидальные, бесцветные, многоклеточные, толстостенные, муральные 12×7 мкм.

Типовой вид — *Muribasidiospora indica* Kamat et N.M. Rajendren.

Род составляют 3 вида, входившие ранее в род *Exobasidium*, имеющие муральные базидиоспоры: *M. hesperidum* (Maire) Kamat et N. M. Rajendren на *Hesperis* sp. (Brassicaceae), *M. celtidis* (Ramakrishnan) Kamat et N. M. Rajendren на *Celtis tetrandia* Roxb. (Celtidaceae) и *M. indica* на *Rhus mysorensis* (Anacardiaceae). В культуре формируют вееровидные мицелиальные колонии с образованием обильных бластоспор и склероциальных тел (Rajendren,

1970). На основе отличий морфологических и культуральных признаков от других родов *Exobasidiaceae* род *Muribasidiospora* выделяется в самостоятельное семейство *Muribasidiaceae*, которому провизорно отводится место в составе гименомицетов (Rajendren, 1969).

На территории бывшего СССР возможно нахождение представителей этого рода на видах *Celtis*, *Hesperis* и *Rhus coriaria* L.

Порядок *MICROSTROMATALES* R. Bauer et Oberw., 1997.

Can. J. Bot. 75, 8 : 1311. 1977. — **МИКРОСТРОМАТИЕВЫЕ.**

Паразиты на листьях деревьев. Мицелий межклеточный, без пряжек, формирует в устьичных полостях строноподобные структуры; септы в мицелии с простым типом пор; базидии выходят на поверхность пораженных растений из устьиц; базидии цилиндрические, булабовидные $50—55 \times 4.5—5.5$ мкм с 6—8 стеригмами; базидиоспоры на базидии на коротких стеригмах, почти сидячие, булабовидные; телиоспоры в циклах развития отсутствуют; в чистой культуре базидиоспоры почкуются наподобие других дрожжеподобных организмов базидиального аффинитета, в частности почкующиеся клетки имеют специфический «воротничок» на месте отделения дочерней клетки.

В порядке единственное семейство *Microstromataceae*.

Микростроматиевые по характеру строения репродуктивных структур многие микологи относили к базидиомицетам, как правило к семейству *Exobasidiaceae* (например, Ячевский, 1913; Шварцман, 1964; Kreisel, 1969). В то же время ряд авторов классифицировали микростроматиевые в составе *Hyphomycetes*. При этом подчеркивалась их близость к видам родов *Kabatiella* Bubák и *Aureobasidium* Arnaud (Васильевский, Каракулин, 1950; Cooke, 1962). В частности, виды *Kabatiella*, подобно видам *Microstroma*, вызывают аналогичные пятнистости листьев, и их спорогенные структуры также выходят через устьица инфицированных листьев. Позднее на основе исследования ультраструктуры, кариологии, физиологии микростроматиевых было подтверждено их базидиомицетное родство. Отмечалось сходство в строении базидий и стеригм у *Exobasidiales* и *Microstromatales*, а также аналогичная ламеллярная структура клеточных стенок мицелия у представителей этих порядков (Blanz, 1978; Arx et al., 1982). Ряд авторов включает этот род в состав порядка *Cryptobasidiales* (Oberwinkler, 1978, и др.).

Семейство *MICROSTROMATACEAE* Jülich

Bibl. Mycol. 85 : 379. 1982.

Базидии с 6—8 стеригмами выходят пучками из устьиц инфицированных листьев через устьица *statismosporic*. 1 род, 3 вида.

Типовой род — *Microstroma* Niessl, 1861.

Род *Microstroma* Niessl

Öster. Bot. Zeitschr. 11 : 250. 1861; *Helostroma* Pat., 1902.

Лит.: Niessl, 1865; Ячевский, 1913; Higgins, 1917; Pires, 1928; Charles, 1935; Васильевский, Каракулин, 1950, с. 198—199; Шварцман, 1964; Donk, 1966; Oberwinkler, 1978; Arx, 1981; Moore, 1982; Begerow et al., 1997.

Базидии большей частью с 6 мелкими стеригмами, выходят пучками из устьиц листьев, образуя дерновинки беловатого цвета на нижней стороне листьев.

Паразитируют на листьях древесных пород сем. Fagaceae и Juglandaceae. Сапротрофная дрожжевидная стадия видов *Microstroma* обнаружена в подстилке лесных экосистем (Максимова, 2001).

Известно 4 вида грибов этого рода. Два из них известны с территории бывшего СССР. На Кавказе на листьях *Melandrium balansae* (?) указывается вид *Microstroma melandri* Siem. (Воронов, 1915). Его образец утерян, и этот вид следует отнести к числу сомнительных.

Типовой вид — *M. juglandis* (Béranger) Sacc.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

На листьях дуба (*Quercus* spp.) 1. *Microstroma album*.
На листьях ореха (*Juglans* spp.) 2. *Microstroma juglandis*.

1. *Microstroma album* (Desm.) Sacc., *Michelia* 1 : 273. 1878. — *Fusisporium album* Desm., 1838; *Microstroma quercinum* (Opiz) Niessl, 1865; *Helostroma album* (Desm.) Pat., 1902; *Microstroma album* (Desm.) Sacc. var. *japonicum* P. Henn., 1905.

Икон.: Charles, 1935, fig. 2.

На нижней стороне листьев образуется серовато-белый паутинистый налет в виде округлых сливающихся пятен 2—4 мм в диам., с резко очерченными границами; *мицелий* формирует в губчатой паренхиме строматоподобные структуры, из которых через устьица выходят плотно сросшимися пучками *базидии* длинные, прямые, 20—25 × 10 мкм; иногда на пучках различим второй ряд базидий с *базидиоспорами*, которые располагаются на коротких боковых стеригмах; *базидиоспоры* почти сидячие, в числе 6—7, продолговато-яйцевидные, неравнобокие, 5—8.5 × 1.5—3.5 мкм (табл. XVII, С).

Типовой хозяин — *Quercus robur* L. (Fagaceae), Германия.

Анаморфа — *Fusisporium album* Desm., 1838.

Quercus robur L. — Европ. ч. (Курск., Саратов., Тамбов., Тульск.); Кавказ (Ставроп.).

— Европа (Бельгия, Венгрия, Германия, Грузия, Италия, Румыния, Украина — Крым, Франция, Чехия); Азия (Китай, Турция, Япония); Африка (ЮАР): Сев. Амер.; Австрал. (Новая Зеландия).

Вследствие своеобразного строения базидиального аппарата данный вид иногда выделяют в самостоятельный род *Helostroma* (Charles, 1935;

Moore, 1982). В Японии на листьях *Quercus glanduliferae* описана разновидность этого вида *M. album* var. *japonicum* P. Henn., 1905.

2. ***Microstroma juglandis*** (Béranger) Sacc., Syll. Fung. 4 : 9. 1886. — *Fusidium juglandis* Béranger, 1847; *Microstroma pallidum* (Niessl.) Niessl., 1909; *Exobasidium juglandis* (Béranger) Pat.; *Microstroma brachysporium* (Peck) Vestergr., 1909.

Икон.: Ячевский, 1913, с. 695; Higgins, 1917; Arx et al., 1982. Fig. 2, b, 3c.

На верхней поверхности листьев бледно-зеленые или желтоватые пятна неопределенной формы, которые со временем буреют; на нижней поверхности образуется белый мучнистый налет, ограниченный жилками листа; *базидии*, выступающие пучками из устьиц, булавовидные, 18×9 — 10 мкм, обычно с 6—8 стеригмами на закругленной вершине базидии; *базидиоспоры* гладкие, бесцветные, продолговато-яйцевидные, веретеновидные, часто заостренные с обеих сторон, 5 — 8×2 — 3.5 — 5.0 мкм; *конидии* почти вдвое длиннее базидиоспор, до 18 мкм (рис. 10, D).

Типовой хозяин — *Juglans regia* L. (Juglandaceae).

На *Juglans regia* L. — Европ. ч. (Воронеж., Краснодар.), Кавказ (Ставроп.). На *J. mandshurica* Maxim. — Дальн. Восток (Примор.).

— Европа (Австрия, Азербайджан, Армения, Германия, Грузия, Дания, Испания, Италия, Украина, Крым, Франция, Чехия, Швеция).

На *J. fallax* Dode, *J. regia* L. — Азия (Индия, Казахстан, Киргизия, Китай, Узбекистан); Сев. Амер.; Австрал. (Новая Зеландия).

По наблюдениям Пайреса (Pires, 1928), вегетативный мицелий *M. juglandis* имеет двухъядерные клетки с пряжками, что свидетельствует в пользу отнесения этого вида к базидиомицетам. В условиях влажных субтропиков интенсивное развитие гриба наблюдается почти ежегодно, а в других условиях — в годы с частыми осадками; источником возобновления инфекции служат опавшие листья (Гусейнов, 1992).

ЛИТЕРАТУРА

Аблакатова А. А. Микофлора и основные грибные болезни плодово-ягодных растений юга Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1965. 147 с.

Азбукина З. М., Каратыгин И. В. Порядок *Ustilaginales*. Вып. 2. Семейство *Tilletiaceae*. СПб.: Наука, 1995. 262 с. (Определитель грибов России).

Аминев П. И., Минкевич И. И. Динамика экзобазидиоза брусники (возбудитель — *Exobasidium vaccinii* Wor.) в лесах Ленинградской области // Микол. и фитопатол. 1980. Т. 14, вып. 1. С. 43—45.

Брежнев И. Е. Микофлора заповедника «Лес на Ворскле». I. *Phycomyceteae*, *Ecoascaceae*, *Erysiphaceae* // Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та. 1939. Вып. 28, № 7. С. 114—175.

Бызова З. М., Васягина М. П. Сумчатые грибы. 1. Протоаскомицеты (*Protoascomycetes*) — Эуаскомицеты (*Euascomycetes*) // Флора споровых растений Казахстана. Т. XII. Алма-Ата, 1981. 243 с.

Васильев Н. П., Каратыгин И. В. Экзобазидиоз рододендронов в саду Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб.: Изд-во гос. химико-фармацевт. акад., 2000. С. 83—84.

Васильева Л. И. Материалы к флоре грибов южного берега Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1960. Т. 33. С. 193—241.

Васильевский Н. И., Каракулин Б. П. Паразитные несовершенные грибы. II. Меланкониальные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 680 с.

Васягина М. П. Заметки о *Taphridium rhaeticum* Volkart с Алтая // Ботан. матер. Гербария Ин-та ботаники АН КазССР. 1971. Т. 7. С. 50—52.

Васягина М. П. Виды рода *Taphrina* в Казахстане // Микол. и фитопатол. 1978. Т. 12, № 4. С. 358.

Воронин М. С. *Exobasidium Vaccinii* // Воронин М. С. Избранные произведения. М.: Сельхозиздат, 1961. С. 35—46.

(Воронин М. С.) Woronin M. S. *Exobasidium Vaccinii* // Ber. Verhandlung Naturforsch. Ges. Freiburg, 1867. Bd 4, H. 4. S. 397—416.

Воронихин Н. Н. Новые виды кавказской микофлоры // Вестн. Тифл. ботан. сада. 1913. Т. 28. С. 16—25.

Воронихин Н. Н. Микологические заметки. II. *Exobasidium caucasicum* nov. sp. // Вестн. Тифл. ботан. сада. 1920. Т. 51. С. 1—6.

Воронихин Н. Н. Материалы к флоре грибов Кавказа // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1927. Т. 21. С. 87—252.

(Воронихин Н. Н.) Woronichin N. N. *Exobasidium caucasicum* Woronich. in Transcaucasia and Kamchatka // Phytopathology. 1926. Vol. 16. N 4. P. 293—297.

Воронов Ю. Н. Свод сведений о микофлоре Кавказа. Часть I. Список грибов, до сих пор известных для Кавказа. Юрьев, 1915. 200 с.

Гусейнов Э. С. Фитопатологическое состояние лесных культур ореха грецкого в Азербайджане // Микол. и фитопатол. 1992. Т. 26, вып. 4. С. 279—283.

Дракина Т. И., Кефели В. И. К проблеме иммунитета: взаимодействие индолилуксусной кислоты и фенольных соединений при индуцировании патологического роста грибами рода *Taphrina* // Журн. общей биол. 1967. Т. 28, № 1. С. 93—104.

Жуков А. М. Патогенные грибы на растениях сем. *Vacciniaceae* в южной Сибири // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: СО АН СССР, 1977. С. 145—173.

Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: СО АН СССР, 1978. 247 с.

Жуковская С. А., Егорова Л. Н. Микофлора плодовых питомников в Приморском крае // Тр. Биолого-почв. ин-та. 1976. Т. 41 (144). С. 84—101.

Зеров Д. К. Очерк филогении бессосудистых растений. Киев: Наук. думка, 1972. 316 с.

Зерова М. Я. Нові для СРСР та цікаві гриби на азалії понтійській (*Azalea pontica* L.) // Ботан. журн. АН УРСР. 1951. Т. 8, № 2. С. 75—79.

Зерова М. Я. *Taphrinales* // Візначник грибів України. Т. 2, Київ: Наук. думка, 1969. С. 24—32.

Исиков В. П. Фитопатогенные грибы, вызывающие некрозные болезни древесных пород степного Крыма // Микол. и фитопатол. 1978. Т. 12, вып. 3. С. 251—254.

Исмаилов Х. А. Анатомо-физиологические изменения в листьях и побегах персика, пораженного курчавостью // Изв. АН Азерб. ССР. 1952. Т. 4. С. 59—72.

(Каратыгин И. В.) Karatygin I. V. Class *Ustomycetes*: infrastructure and origin // Tenth Congress of European Mycologists. Tallinn, 1989. P. 53.

Каратыгин И. В. Порядок Тафриновые (*Taphrinales*) // Мир растений. Т. 2. Грибы. М.: Просвещение, 1991. С. 104—107.

Каратыгин И. В. Тафриновые грибы Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 20—22.

Каратыгин И. В. Паразитные грибы тундрового и гольцового поясов Хибинских гор // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 82—87.

Каратыгин И. В. Порядок *Exobasidiales*: положение в системе класса *Ustilaginomycetes* и ключ для определения видов рода *Exobasidium* // Микол. и фитопатол. 2000. Т. 34, вып. 6. С. 23—31.

Каратыгин И. В., Азбукина З. М. Порядок *Ustilaginales*. Вып. 1. Семейство *Ustilaginaceae*. СПб.: Наука, 1989. 220 с. (Определитель грибов России).

Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Л., Новожилов Ю. Т., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб.: Изд-во Гос. химико-фармацевт. акад., 1999. 212 с.

Коваль Э. З. Микофлора заповідника «Кедрова Падь» // Флора и растительность заповідника «Кедрова Падь». Владивосток, 1972. С. 105—144.

Курсанов Л. И. Порядок *Exoascales* // Определитель низших растений. Т. 3. Грибы. М.: Сов. наука, 1954. С. 148—152.

Курсанов Л. И. Порядок *Exobasidiales* // Определитель низших растений. Т. 4. Грибы. М.: Сов. наука, 1956. С. 98—100.

Максимова И. А. Синэкология дрожжевых грибов в лесных экосистемах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 22 с.

Миловцова М. А. Образ жизни и история развития *Taphridium umbelliferarum* Lagerh. et Juel // Болезни растений. 1930. Т. 19. № 1—2. С. 15—22.

Пармасто Э. Х. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту: АН ЭССР, 1968. 262 с.

Пачоский И. Основные черты развития флоры Юго-Западной России // Зап. Новорос. общ-ва естествоисп. 1910. Т. 34. С. 1—430.

Пидопличко Н. М. Грибы — паразиты культурных растений. Определитель. Том 1. Грибы совершенные. Киев: Наук. думка, 1977. 296 с.

Потебня А. А. Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных губерний. Харьков: Изд. Харьковск. обл. станции. 1915. 251 с.

Райтвийр А. Г. Предварительный обзор экзобазидиальных грибов в СССР // Микол. и фитопатол. 1967. Т. 1, вып. 6. С. 450—453.

(Салата Б.) Salata B. Матеріали до вивчення флори *Taphrinales* України // Укр. бот. журн. 1975. Т. 30. № 6. С. 782—783.

Селочник Н. Н., Синадский Ю. В. Формирование патогенной микофлоры цветочно-декоративных интродуцентов // Микол. и фитопатол. 1978. Т. 12, вып. 1. С. 39—43.

Сенекеримян Я. А. Голосумчатые грибы в Армянской ССР // Матер. Первого Закавказ. совещ., посвященного состоянию и перспективам изучения микологической флоры. 11—13 марта 1958. Ереван: Изд-во Ереван. ун-та, 1958. С. 90—95.

Сидорова И. И. Порядок Протомициевые (*Protomycetales*) // Мир растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1991. С. 107—109.

Синадский Ю. В. Береза. Ее вредители и болезни. М.: Наука, 1973. 214 с.

Спешнев Н. Н. Грибные паразиты (новые и менее известные) Закаспийской области и Туркестанского края (с двумя таблицами рисунков) // Тр. Тифл. ботан. сада. 1901. Вып. 5. С. 1—25.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 440 с.

Траншель В. Г. Грибы и микомицеты Камчатки // Тр. Камчатской экспедиции Ф. П. Рябушинского. Ботан. отд. Вып. 2. Споровые растения. 1914. С. 537—576.

Хеладзе В. Заболевание камелии // Цветоводство. 1965. Т. 6. С. 16.

Хеладзе В. Виды *Exobasidium* на декоративных растениях Грузинской ССР // Микол. и фитопатол. 1971. Т. 5, вып. 3. С. 280—281.

Хеладзе В. Материалы по изучению представителей рода *Exobasidium* — возбудителей патологического роста у декоративных растений и вызываемых ими заболеваний // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С. 148—151.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

Черепанов П. С. Тафриновые грибы Северо-Запада европейской части России // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 110—112.

Шварцман С. Р. Гетеробазидиальные (*Auriculariales*, *Tremellales*, *Dacryomycetales*) и автобазидиальные (*Exobasidiales*, *Aphylllophorales*) грибы. Алма-Ата: Изд-во Ан КазССР, 1964. 714 с. (Флора споровых растений Казахстана. Т. 4).

Шембель С. Ю. Материалы к микологической флоре Астраханской губ. Пг., 1915. 37 с.

Юганова О. Н. Курчавость листьев абрикоса // Микол. и фитопатол. 1970. Т. 4, вып. 5. С. 485—486.

Ячевский А. А. «*Exoasci*» Кавказа // Изв. Импер. Санкт-Петербургского ботан. сада. 1901. Т. 1. С. 3—9.

Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. 1. Совершенные грибы. СПб., 1913. 934 с.

Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. II. Несовершенные грибы. Пг.: Департамент земледелия, 1917. 803 с.

Ячевский А. А. Карманный определитель грибов. Вып. 1. Голосумчатые. Л., 1926. 88 с.

Ahmad M. S. Some growth properties of haploid and diploid strains of *Protomyces inundatus* // Pakistan J. Bot. 1973a. Vol. 5, N 1. P. 33—34.

Ahmad M. S. Characterisation of ribonucleic acids from haploid and diploid strains *Protomyces inundatus* // Pakistan J. Bot. 1973b. Vol. 5, N 2. P. 109—118.

Akai S. On the histological changes of pericarp of «plum pockets» // Ann. Phytopath. Soc. Japan. 1939a. Vol. 8. P. 331—335.

Akai S. On the anatomy of *Protomyces* galls on peduncles of the dandelion // J. Jap. Bot. 1939b. Vol. 15, N 2. P. 84—86.

Alexopoulos C. J., Mixs C. W. Introductory Mycology. New York: John Wiley and Sons, 1979. 3rd ed. 632 p.

Arx J. A. von. The genera of fungi sporulating in pure culture. 3rd ed. Vaduz: J. Cramer, 1981. 424 p.

Arx J. A. von. Fungal phyla // Sydowia. 1984. Vol. 37. P. 1—5.

Arx J. A. von. Plant pathogenic fungi // Beihefte zur Nova Hedwigia. 1987. Bd 87. 288 p.

Arx J. A. von, Walt J. P. van der, Liebenberg N. V. D. M. The classification of *Taphrina* and other fungi with yeast-like cultural states // Mycologia. 1982. Vol. 74, N 2. P. 285—296.

Atkinson G. F. On some *Exoascaceae* of the United States // Bull. Torrey Bot. Club. 1894. Vol. 21. P. 372—380.

Bacigálová K. In vitro cultivation of the fungus *Taphrina deformans* // Folia microbiol. 1986. Vol. 32, N 6. P. 491.

Bacigálová K. Prísepevok k poznaniu druhov rodu *Taphrina* na Slovensku // Mykol. Listy. 1988. R. 31. S. 5—8.

Bacigálová K. Príspevok k poznaniu druhov rodu *Taphrinales* vo Vysokých Tatrách // Zborn. prac o Tatransk. narod. parku. 1991. R. 31. S. 35—43.

Bacigálová K. *Taphrina potentillae* (Farl.) Johans. on *Parageum montanum* (L.) Hara — a new species in Slovakia // Česká Mykol. 1992a. R. 46, šes. 1—2. S. 138—142.

Bacigálová K. New localities of *Taphrina carpini* (Rostr.) Johans. on *Carpinus betulus* in Slovakia // Česká Mykol. 1992b. R. 46, šes. 3—4. S. 296—302.

Bacigálová K. Species of *Taphrina* on *Alnus* in Slovakia // Czech Mycol. 1994a. Vol. 47, N 3. P. 223—233.

Bacigálová K. Species of *Taphrina* on *Populus* in Slovakia // Czech Mycol. 1994b. Vol. 47, N 4. P. 277—283.

Bacigálová K. *Taphrina viridis*: A new species for the Karpaty Mts. // Czech Mycol. 1994c. Vol. 47, N 4. P. 285—288.

Bacigálová K. Species of *Taphrina* on *Betula* in Slovakia // Czech Mycol. 1997a. Vol. 50, N 2. P. 107—118.

Bacigálová K. Ecological notes to the distribution of *Taphrinales* fungi in Slovakia // Biologia. 1997b. R. 52, šes. 1. S. 7—10.

Bandoni R. J., Johri B. N. Observations on the genus *Exobasidiellum* // Canad. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 22. P. 2561—2564.

Barr M. E. The ascomycete connection // Mycologia. 1983. Vol. 75, N 1. P. 1—8.

Barthe P., Bulard C. Identification d'une cytokinine par chromatographie en phase gazeuse a partir de cultures pures de *Taphrina cerasi* // Canad. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1512—1518.

Bary A. de. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. I. *Protomyces* und *Physoderma*. Frankfurt/Main, 1864. 96 S.

Bary A. de. Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pilze. II. *Exoascus pruni* und die taschen oder narren der Pflaumenbäume // Abhandlingar Senkenberg. Naturforsch. Ges., 1865. Bd 5. S. 169—191.

Bary A. de. *Protomyces macrosporus* und seine Verwandten // Bot. Zeitschr. (Berlin). 1874. Bd 32. S. 97—108.

Bassi M., Contil G. G., Barbieri N. Cell wall degradation by *Taphrina deformans* in host leaf cells // Mycopathologia. 1984. Vol. 88, N 2—3. P. 115—125.

Bataille M. F. Monographie des *Exoascacées* de'Europe // Annales de la Soc. Linn. Lyon, nouv. sér. 1935 (1936). T. 79. P. 121—134.

Bauer R., Begerow D., Nagler A., Oberwinkler F. The *Georgefischeriales*: a phylogenetic hypothesis // Mycol. Res. 2001. Vol. 105, pt 4. P. 416—424.

Bauer R., Begerow D., Oberwinkler F. Progress in the systematics of smut fungi // Zeit. für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz. 1998. Bd 105, H. 3. S. 224—238.

Bauer R., Oberwinkler F. The colacosomes: new structures at the host-parasite interface of a mycoparasitic basidiomycete // Bot. Acta. 1991. Vol. 104. P. 53—57.

Bauer R., Oberwinkler F. Studies in *Heterobasidiomycetes*. 140. The *Ustomycotata* — an inventory // Mycotaxon. 1997. Vol. 64, Sept. P. 303—319.

Bauer R., Oberwinkler F., Vánky K. Ultrastructural markers and systematics in smut fungi and allied taxa // Canad. J. Bot. 1997. Vol. 75, N 8. P. 1273—1314.

Baxter L. W., Fagan S. G., Segars S. B. New suspects of *Exobasidium camelliae*, the Camellia leaf gall fungus // Plant Disease. 1988. Vol. 72, N 1. P. 79.

Bechet M. *Protomycetales* si *Taphrinales* (*Mycophyta*) din rezervatia naturală de la Cheile Turzii // Studia Univers., Babeş-Bolyai, Biologia. 1973. Vol. 18, N 1. P. 21—26.

Begerow D., Bauer R., Oberwinkler F. Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa // Canad. J. Bot. 1997. Vol. 75, N 12. P. 2045—2056.

Begerow D., Bauer R., Oberwinkler F. The *Exobasidiales*: an evolutionary hypothesis // Mycol. Progress. 2002. Vol. 1, N 2. P. 187—199.

Berbee M. L., Taylor J. W. Detecting morphological convergence in true fungi, using 18S rRNA gene sequence data // BioSystems. 1992. Vol. 28. P. 117—125.

Bessey E. A. Morphology and Taxonomy of Fungi. Philadelphia—Toronto.: The Blakiston Co. 1950. 791 p.

Blanz P. Über die systematische Stellung der *Exobasidiales* // Zeitschr. Mykol. 1978. Bd 44, H. 1. S. 91—108.

Blanz P., Döring H. Taxonomic relationships in the genus *Exobasidium* (*Basidiomycetes*) based on ribosomal DNA analysis // Stud. Mycol. 1995. Vol. 38. P. 119—127.

Blanz P., Oberwinkler F. A contribution to the species definition in the genus *Exobasidium* // Syst. Appl. Microbiol. 1983. Vol. 4. P. 199—206.

Blanz P. A., Unseld M. Ribosomal RNA as a taxonomical tool in mycology // Stud. Mycol. 1987. Vol. 30. P. 247—258.

Blytt A. Bidrag til kundskaben om Norges soparter 4 // Christiania Vid.-Selsk. Forh. 1896. P. 6.

Bond T. E. T. Note on *Taphrina* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1956. Vol. 39, N 1. P. 60—66.

Booth C. *Exobasidium japonicum* // CMI Descr. Path. Fungi and Bacteria. Kew. 1983. Set. 74, N 780.

Booth C. *Taphrina deformans* // CMI Descr. Path. Fungi and Bacteria. Kew. 1981a. Set 72, N 711.

Booth C. *Taphrina pruni* // CMI Descr. Path. Fungi and Bacteria. Kew. 1981b. Set 72, N 713.

Booth C. *Taphrina wiesneri* // CMI Descr. Path. Fungi and Bacteriol. Kew. 1981 c. Set 72, N 712.

Braun U. Zur Kenntnis der Pilzflora der Baschkirischen ASSR // Wiss. Zeit. Univ. Halle. 1979. Bd 28, H 1. S. 83—93.

Brefeld O. Die Gattung *Exobasidium* // Unters. aus dem Gesamtgeb. der Mykologie 3. 1889. H. 8. S. 12—18.

Breitenbach J., Kränzlin F. Fungi of Switzerland. Vol. 1. *Ascomycetes*. Luzern: Verlag Mykol. 1984. 310 p.; Vol. 2. Non gilled fungi. *Heterobasidiomycetes*, *Aphyllorphorales*, *Gasteromycetes*. Luzern: Verlag Mykol. 1986. 412 p.

Buhr H. Bestimmungstabellen der Gallen (Zoo- und Phytocecidien) an Pflanzen Mittel- und Nordeuropas. Jena. 1964. Bd 1. S. 1—762; 1965. Bd 2. S. 762—1572.

Büren G. Die Schweizerischen *Protomycetaceen* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie // Beiträgen zur Kryptogamenflora der Schweiz. 1915. Bd 5, H 1. 95 S. — *Protomycetaceae* of Switzerland. Life History and Biology. New Delhi; Calcutta: Oxonian Press, 1987. 92 S.

Büren G. Beitrag zur Kenntnis des Myzel der Gattung *Volkartia* R. Maire // Mitt. Naturforsch. Ges., Bern. 1917. Bd 1916. S. 112—124.

Büren G. Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der *Protomycetaceen* // Beiträgen zur Kryptogamenflora der Schweiz. 1922. Bd 5, H 3. 94 S.

Burt E. A. The *Thelephoraceae* of North America IV. *Exobasidium* // Ann. Missouri Bot. Gard. 1915. Vol. 2, N 2. P. 627—658.

Calonge F. D., La Torre M. Ultraestructura del parasitismo de *Exobasidium* sobre *Rhododendron* // Anales del Instituto Bot. A. J. Cavanilles. 1967. Vol. 25. P. 265—276.

Camp R. R., Whittingham W. F. Ultrastructural alternations in oak leaves parasitized by *Taphrina caerulescens* // Amer. J. Bot. 1974. Vol. 61, N 9. P. 964—972.

Campbell W. G. Note on an *Exoascus* disease on *Prunus amygdalus* var. *amara* // Trans. Proc. Bot. Soc. Edinburg. 1925. Vol. 29. P. 186—191.

Caporali M. L. La biologie du *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. Relations entre l'hôte et le parasite // Rev. gén. bot. 1964a. Vol. 71. P. 241—282.

Caporali L. Nouvelles observations sur la biologie du *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. // Ann. inst. Natl. agron. 1964b. Vol. 2. P. 233—245.

Caporali L. Recherches sur le mode de conservation du *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. // Rev. Cytol. Biol. Veget. 1971. Vol. 34. P. 327—382.

Catarine F. M. Hypertrophy and endopolyploidy in *Rhododendron* sp. leaves infected by *Exobasidium* sp. // Portugalie acta biol. 1971 (1972). Vol. 12, ser. A, 1—2. P. 53—64.

Cavaller-Smith T. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. 1998. Vol. 73. P. 203—266.

Charles V. K. A little known pecan fungus // Mycologia. 1935. Vol. 27. N 1. P. 74—82.

Compton B. D. «Ghost ears» (*Exobasidium* sp. affin. *vaccinii*) and fool's huckleberries (*Menziesia ferruginea* Smith): A unique report of mycophagy on the central and north coast of British Columbia // J. of Ethnobiol. 1995. Vol. 15, N 1. P. 89—98.

Cooke W. B. A taxonomic study of the black yeasts // Mycopathol. Mycol. Appl. 1962. Vol. 17. P. 1—43.

Cunningham J. L., Bakshi B. K., Lentz P. L. Two genera of leaf-parasitic fungi (*Basidiomycetidae: Brachybasidiaceae*) // Mycologia. 1976. Vol. 68, N 3. P. 640—654.

Dangeard P. A. Le reproduction sexuelle des *Ascomycetes* // Le Botaniste 4-sér. 1895. T. 4. P. 21—61.

Dennis R. W. G. *Taphrina* on ferns in Scotland // Royal Bot. Gard. Edinburgh. 1956. Vol. 22, N 2. P. 130.

Dennis R. W. G. British *Ascomycetes*. 2nd ed. Vaduz.: Cramer, 1978. 585 p.

Derschau D. Über *Exoascus deformans*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Parasiten // Landw. Jahrb. 1897. Bd 26. S. 897—901.

Döbbeler P. *Taphrina bergeniae*, ein neuer parasitischen Ascomycet aus dem Botanischen Garten in München // Sydowia. 1978 (1979). Bd 31. S. 30—37.

Döbbeler P. *Burenia myrrhidendri* spec. nov. (*Protomycetales*) — ein bemerkenswerter biotropher Ascomycet in den Früchten einer Umbellifere aus Costa Rica // Nova Hedwigia. 1995. Bd 60, H. 1—2. S. 111—117.

Donk M. A. Revisiae van de Nederlandse *Heterobasidiomycetae* en *Homobasidiomycetae-Aphyllaphoraceae* // Meded. Nederl. Mycol. Ver. 1931. Vol. 19. P. 67—198.

- Donk M. A.** The generic names proposed for *Hymenomycetes*. VI. *Brachybasidiaceae*, *Cryptobasidiaceae*, *Exobasidiaceae* // *Reinwardtia*. 1956. Vol. 4, pt. 1. P. 113—118.
- Donk M. A.** Check list of European Hymenomycetous *Heterobasidiae* // *Persoonia*. 1966. Vol. 4, pt. 2. P. 145—335.
- Doppelbaur H.** *Protomyces cirsii-oleracei* Buhr in Schwaben // *Excerpta bot.* 1968. Bd 15, H. 2. S. 110.
- Eftimiu P.** Contribution à l'étude cytologique des *Exoascées* // *Le Botaniste*. 1927. Vol. 18. P. 1—154.
- Eftimiu P., Kharbush S. S.** Recherches histologiques sur les *Exobasidées* // *Rev. path. végét. entom. agric. Fr.* 1927. Vol. 14. S. 62—88.
- Eijk G. W., Roeymans H. J.** Distribution of carotinoides and sterols in relation to the taxonomy of *Taphrina* and *Protomyces* // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1982. Vol. 48. P. 257—264.
- Ellis M. B., Ellis J. P.** Microfungi on Land Plants. An Identification Handbook. London—Sydney: Croom Helm. 1987. 818 p.
- Entwistle P. F.** The fruit gall of *Taphrina padi* on bird cherry in north-east Scotland // *Cecidology*. 1995. Vol. 10, N 2. P. 57—60.
- Eriksson O. E.** DNA and ascomycete systematics // *Canad. J. Bot.* 1995. Vol. 73, suppl., 1, sec. E-H. P. S784—S789.
- Eriksson O. E.** Outline of *Ascomycota* — 1999 // *Myconet*. 1999. Vol. 3. P. 1—88.
- Eriksson O. E.** SSU rDNA sequences from *Ascomycota* // *Myconet*. 2001. Vol. 6. P. 27—74.
- Eriksson O. E., Winka K.** Supraordinal taxa of *Ascomycota* // *Myconet*. 1997. Vol. 1. N 1. P. 1—16.
- Eriksson O. E., Winka K.** Families and higher taxa of *Ascomycota* // *Myconet*. 1998. Vol. 1, N 2. P. 17—24.
- Ezuka A.** Artificial culture of two species of *Exobasidium*: *Ex. vexans* Massee and *Ex. japonicum* Shirai // *Bull. Tea Div. Tôkai-Kinki Agric Exp. Sta.* 1955. Vol. 3. P. 28—53.
- Ezuka A.** Notes on some species of *Exobasidium* in Japan (I) // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1990a. Vol. 31, N 3. P. 375—388.
- Ezuka A.** Notes on some species of *Exobasidium* in Japan (II) // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1990b. Vol. 31, N 4. P. 439—455.
- Ezuka A.** Notes on some species of *Exobasidium* in Japan (III) // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1991a. Vol. 32, N 1. P. 71—86.
- Ezuka A.** Notes on some species of *Exobasidium* in Japan (IV) // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1991b. Vol. 32, N 2. P. 169—185.
- Fitzpatrick H. M.** The lower fungi — *Phycomycetes*. New York: McGraw-Hill Book Co., 1930. 331 p.
- Fitzpatrick R. E.** The life history and parasitism of *Taphrina deformans* // *Sci. Agric.* 1934. Vol. 14. P. 305—326.
- Fox R. T. V.** Fungal foes in your garden // *Mycologist*. 1993. Vol. 7, N 1. P. 38.
- Fries E.** *Observationes Mycologicae*. Vol. 1. 1815. 230 p.; Vol. 2. 1818. 372 p.
- Fries E.** *Systema mycologicum*. Vol. III. 1832. P. 261—524.
- Gadd C. H., Loos C. A.** The basidiospores of *Exobasidium vexans* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1948. Vol. 31, pt 3—4. P. 229—233.
- Gams W.** Report of the Committee for Fungi and Lichens: new series, 2 // *Taxon*. 1992. Vol. 41. P. 99—108.
- Gams W., Arx J. A.** Validation of *Symbiotaphrina* (imperfect yeasts) // *Persoonia*. 1980. Vol. 10, pt. 4. P. 542—543.
- Gäumann E.** Über die Gattung *Kordyana* Rac. // *Annales Mycologia*. 1922. Bd 20, N 5—6. S. 257—271.

- Gäumann E.** Die Pilze. Basel: Birkhauser Verlag, 1949. 382 S.
- Gäumann E.** Die Pilze. Grundzüge ihrer Entwicklungsgeschichte und Morphologie. Basel; Stuttgart: Birkhauser Verlag, 1964. 608 S.
- Giesenhagen K.** Die Entwicklungsreihen der parasitischen *Exoasceen* // Flora. 1895. Bd 81. S. 267—361.
- Giesenhagen K.** *Taphrina*, *Exoascus* und *Magnusiella* // Bot. Zeitschr. 1901. Bd 59, H. 1. S. 115—142.
- Gjaerum H. B.** The Genus *Taphrina* Fr. in Norway // Nytt Mag. Bot. 1964. Vol. 11. P. 5—26.
- Gjaerum H. B.** *Protomyces*, *Protomycopsis* and *Taphridium* in Norway // Nytt Mag. Bot. 1965. Vol. 12. P. 19—28.
- Gjaerum H. B.** Oretunge forårsaket av *Taphrina alni* (B. et Br.) n. comb. i Norge // Blyttia. 1966. Bind 24. P. 188—195.
- Gjaerum H. B.** On Norwegian fungi. 4—6 // Nytt Mag. Bot. 1967. Vol. 14, N 2. P. 105—108.
- Gjaerum H. B.** *Taphrinales* // Nordic Macromycetes. Vol. 1. *Ascomycetes* / F. R. Hansen, H. Knudsen (eds.). Copenhagen: Nordsvamp, 2000. P. 50—55.
- Gómez L. D., Kisimova-Horwitz L.** [Basidiomycetes of Costa Rica. *Exobasidiales*, *Cryptobasidiales*. Historic, taxonomic and phytogeographic notes] // Rev. Biol. Tropical. 1997. Vol. 45, N 4. P. 1293—1310.
- Gómez L. D., Kisimova-Horwitz L.** Basidiomycetes de Costa Rica. Nuevas especies de *Exobasidium* (*Exobasidiaceae*) y registros de *Cryptobasidiales* // Rev. Biol. Tropical. 1998. Vol. 46, N 4. P. 1081—1093.
- Göttgens E.** Untersuchungen über die Entwicklung von *Exobasidium azaleae* Peck und seine Infektion der Wirtspflanzen unter besonderer Berücksichtigung der gallenbildenden Wirkstoffe // Phytopath. Zeitschr. 1960. Bd 38, H. 4. S. 394—426.
- Gottschalk M., Blanz P. M.** Untersuchungen an 5S ribosomalen Ribonukleinsäuren als Beitrag zur Klärung von Systematik und Phylogenie der Basidiomyceten // Zeitschr. Mykol. 1985. Bd 51, H 2. S. 205—243.
- Graafland W.** Four species of *Exobasidium* in pure culture // Acta Bot. Neerlandica. 1953. Vol. 1. N 4. P. 516—522.
- Graafland W.** *Exobasidium japonicum* op Azalea // Meded. van de Landbouwhoges. en de Opzoekingsstat. Staate Gent. 1957. Vol. 22. N 3. P. 547—551.
- Graafland W.** The parasitism of *Exobasidium japonicum* on Azalea // Acta Bot. Neerlandica. 1960. Vol. 9. P. 347—379.
- Crous P. W., Phillips A. J. L. et al.** Phytopathogenetic fungi from South Africa. Stellenbosch: Depart. Plant Pathol. Press., 2000. 358 p.
- Gupta J. S.** Pathological anatomy of the floral parts and fruits of Coriander affected with *Protomyces macrosporus* // Agra Univ. J. Res. 1962. Vol. 11. P. 307—311.
- Gupta J. S., Gupta R. N., Nagvi S. A. M. N.** Epidimoiology and control of stemgall disease of Coriandrum sarivum // Seed Sci. et Technol. 1983. Vol. 11. P. 791—795.
- Haware M. P., Pavgi M. S.** Perpetuation of *Protomycopsis* species causing purple leaf spot of legumes in India // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. 1971. Vol. 37, N 4. P. 242—248.
- Haware M. P., Pavgi M. S.** Chlamydospore germination in *Protomycopsis* species // Mycopathologia. 1976. Vol. 59, N 2. P. 105—111.
- Haware M. P., Pavgi M. S.** Host range of two *Protomycopsis* species from India // Sydowia. 1977a. Vol. 29, N 1—6. P. 272—274.
- Haware M. P., Pavgi M. S.** Cytology of chlamydospore germination and in vitro development of *Protomycopsis* species // Caryologia. 1977b. Vol. 30, N 3. P. 313—331.

- Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N.** Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. 8th ed. Wallingford (UK): International Mycological Institute. CAB International, 1995. 616 p.
- Heath I. B., Ashton M. L., Rethoret K., Heath M. C.** Mitosis and phylogeny of *Taphrina* // *Canad. J. Bot.* 1982. Vol. 60, N 9. P. 1696—1725.
- Heath I. B., Ashton M. L., Kaminskyi S. G. W.** Mitosis as a phylogenetic marker among the yeasts — review and observations on novel mitotic systems in freeze substituted cells of the *Taphrinales* // *Stud. Mycol.* 1987. Vol. 30. P. 279—297.
- Henderson D. M.** The Genus *Taphrina* in Scotland // *Notes from the Royal Bot. Gard. Edinburgh.* 1954. Vol. 21, N 4. P. 165—180.
- Higgins B. B.** A disease of pecan catkins // *Phytopathology.* 1917. Vol. 7. P. 42—45.
- Hirata S.** Studies on the phytohormone in the malformed portion of the diseased plants. 3. Auxin formation on the culture grown *Exobasidium*, *Taphrina* and *Ustilago* spp. // *Ann. Phytopath. Soc. Japan.* 1957. Vol. 22. P. 153—158.
- Ikeno S.** Die Sporenbildung von *Taphrina*-Arten // *Flora.* 1903. Bd 92. S. 1—31.
- Ing B.** European *Exobasidiales* and their galls // *Plant Galls. System. Associat. Special.* Vol. N 49. Oxford: Clarendon Press, 1994. P. 67—76.
- Ing B.** *Exobasidium* in the British Isles // *The Mycologist.* 1998. Vol. 12, N 2. P. 80—82.
- Ito S.** Mycological flora of Japan III. *Ascomycetes*. 1. *Saccharomycetales*, *Cryptococcales*, *Taphrinales*. Tokyo: Yokendo Ltd., 1964. 239 p.
- Ito S., Ōtani Y.** Two new species of *Exobasidium* // *Trans. Mycol. Soc. Japan.* 1958. Vol. 8. P. 3—4.
- Jeschková R.** Kultivace dvou druhů rodu *Taphrina* // *Čes. Mykologie.* 1958. R. 12. P. 180—184.
- Johanson C. J.** Om svampsläktet *Taphrina* och dithörande svenska arter // *Öfvers. Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Förhandl.* (1885). 1886. P. 29—47.
- Johanson C. J.** Studier öfver svampsläktet *Taphrina* // *Bihang till Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar.* 1887. 13. Afd. III, 4. P. 3—28.
- Johnston J. J., Trione E. J.** Cytokinin production by the fungi *Taphrina cerasi* and *T. deformans* // *Canad. J. Bot.* 1974. Vol. 52, N 7. P. 1583—1589.
- Jones K. S., Blackwell M.** Ribosomal DNA sequences analysis places the yeast-like genus *Symbiotaphrina* within filamentous ascomycetes // *Mycologia.* 1996. Vol. 88. P. 212—218.
- Juel H. O.** *Taphridium* Lagerh. et Juel, ein neue Gattung der *Protomycetaceen* // *Bihang till K. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar.* 1902. Vol. 27. Afd. III, N 16. P. 3—29.
- Juel H. O.** Om *Taphrina*-Arter på Betula // *Svensk Bot. Tidskr.* 1909. Vol. 3. P. 183—191.
- Juel H. O.** Beiträge zur Kenntnis der Gattungen *Taphrina* und *Exobasidium* // *Svensk. Bot. Tidskrift.* 1912. Bd 6. S. 353—372.
- Juel H. O.** Cytologische Pilzstudien. II. Zur Kenntnis einiger *Hemiasceen* // *Nova Acta Regiae Soc. Sci. Upsal. Ser. 4*, 1921. Bd 5. S. 3—41.
- Kern H., Naef-Roth S.** Zur Bildung von auxinen und cytokininen durch *Taphrina*-arten // *Phytopathol. Zeitschr.* 1975. Bd 83. S. 193—222.
- Khan S. R., Kimbrough J. W., Mims Ch. W.** Septal ultrastructure and the taxonomy of *Exobasidium* // *Canad. J. Bot.* 1981. Vol. 59, N 12. P. 2450—2457.
- Kirk P. M., Ansell A. E.** Authors of fungal names. Wallingford: International Mycological Institute. CAB International. 1992. 95 p.
- Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A.** (Eds). Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 9th ed. Wallingford: International Mycological Institute, CAB International, 2001. 655 p.

Klebahn H. Infectionversuche mit *Taphrina Tosquinetii* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1923. Bd 41. S. 108.

Knowles E. L. The «curl» of peach leaves: a study of the abnormal structure induced by *Exoascus deformans* // Bot. Gaz. 1887. Vol. 12. P. 261—318.

Knudsen H. Taxonomy of the *Basidiomycetes* in Nordic Macromycetes // Symb. Bot. Upsal. 1995. Vol. 30, N 3. P. 169—208.

Kobayasi Y., Hiratsuka N., Otani Y. et al. The second Report on the Mycological Flora of the Alaskan Arctic // Bull. Nat. Sci. Museum. 1969. Vol. 12, N 2. P. 311—430.

Koike T., Tanaka K. Photosynthesis and respiration in leaves of *Betula maximowicziana* infected with *Taphrina betulina* // J. Japan. For. Soc. 1986. Vol. 68. P. 194—196.

Kramer C. L. A new genus of the *Protomycetaceae* // Mycologia. 1958. Vol. 50. P. 916—926.

Kramer C. L. Morphological development and nuclear behaviour in the genus *Taphrina* // Mycologia. 1960. Vol. 52, N 2. P. 295—320.

Kramer C. L. *Protomycetales* and *Taphrinales* // The Fungi. An Advanced Treatise. IVa. London, New York: Acad. Press, 1973. P. 33—41.

Kramer C. L. The *Taphrinales* // Stud. Mycol. (The expanded realm of yeast-fungi). 1987. Vol. 30. P. 151—166.

Kreisel H. Grundzüge eines natürlichen Systems der Pilze. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1969. 245 S.

Kusano S. New species of *Exoascaceae* // The Bot. Mag. (Tokyo). 1905. Vol. 19, N 216. P. 1—5.

Laubert R. *Taphrinaceae* (*Exoascaceae*) // Soraures's Handb. der Pflanzenkrankheiten. 1928. Berlin. Bd 2. S. 457—499.

Lindroth J. J. Über eine neue *Taphridium*-Art // Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica. 1904. Bd 26, H. 5. S. 5—9.

Lohwag H. Zu *Lycoperdellon* // Ann. Mycol. 1934. Bd 32. H. 3—4. S. 244—255.

Loos C. A. The causative fungus // The Quarterly (Ceylon). 1951. Vol. 22, N 2. P. 63—72.

Lorenz D. H. Contribution to further knowledge of the history of *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. under special consideration of the saprophase // Phytopathol. Zeitschr. 1976. Bd 86, H. 1. S. 1—15.

Luttrell E. S. Taxonomy of the *Pyrenomycetes* // Univ. Missouri Stud. 1951. Vol. 24, N 3. P. 1—120.

Magnus P. Fungi. In: Sommer S., Levier E. Enumeratio plantarum anno 1890 in Caucaso lectarum... // Труды Санкт-Петербургского Имп. ботан. сада. 1900. Т. 16. С. 537—545.

Marte M., Gargiulo A. M. Electron microscopy of peach leaves infected by *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. // Phytopathol. Mediterr. 1972. Vol. 11. P. 166—179.

Martin E. M. Cytological studies of *Taphrina coryli* Nishida on *Corylus americana* // Trans. Wisc. Acad. Sci. Arts and Letters. 1924. Vol. 21. P. 345—356.

Martin E. M. Cultural and morphological studies of some species of *Taphrina* // Phytopathology. 1925. Vol. 15, N 2. P. 67—76.

Martin E. M. Morphological and cultural studies of *Taphrina potentillae* // Bot. Gaz. 1936. Vol. 98. P. 339—347.

Martin E. M. The morphology and cytology of *Taphrina deformans* // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27. P. 743—751.

Matsuyama N., Misawa T. Studies on the hypertrophic diseases caused by *Taphrina* species. I. Nutritional behaviors of pathogens // Tohoku J. Agric. Res. 1962. Vol. 13, N 4. P. 295—304.

- Matsuyama N., Misawa T.** Studies on the hypertrophic diseases caused by *Taphrina* species. II. A plant growth substance excreted by the pathogens // Tohoku J. Agric. Res. 1963. Vol. 14, N 1. P. 1—12.
- Matsuyama N., Misawa T.** Studies on the hypertrophic diseases caused by *Taphrina* species. III. Mycelial growth of fungi on synthetic media // Tohoku J. Agric. Res. 1965. Vol. 16. P. 93—101.
- McNabb R. F. R.** The genus *Exobasidium* in New Zealand // Trans. Royal Soc. New Zealand Bot. 1962. Vol. 1, N 20. P. 259—268.
- McNabb R. F. R.** *Holobasidiomycetidae: Exobasidiales, Brachybasidiales, Dacrymycetales* // The Fungi. An Advanced Treatise. Vol. IV B. New York; London: Acad. Press, 1973. P. 317—319.
- Michalski A.** *Taphrina turgida* Sadeb. na *Betula verrucosa* w rejonie nadmorskim na zachod od Władysławowa // Wiad. Bot. 1969. Vol. 13. P. 76—78.
- Mims Ch. W., Nickerson N. L.** Ultrastructure of the host-pathogen relationship in red leaf disease of lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium*) caused by the fungus *Exobasidium vaccinii* // Canad. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 7. P. 1343—1398.
- Mims Ch. W., Richardson E. A.** An ultrastructural study of the asexual spores of the plant pathogenic fungus *Exobasidium vaccinii* // Bot. Gaz. 1987. Vol. 148, N 2. P. 228—234.
- Mims Ch. W., Richardson E. A., Roberson R. W.** Ultrastructure of basidium and basidiospore development in three species of the fungus *Exobasidium* // Canad. J. Bot. 1987. Vol. 65, N 6. P. 1236—1244.
- Mix A. J.** Biological and cultural studies of *Exoascus deformans* // Phytopathology. 1924. Vol. 14. P. 217—233.
- Mix A. J.** The life history of *Taphrina deformans* // Phytopathology. 1935. Vol. 25. P. 41—66.
- Mix A. J.** The genus *Taphrina*. I. An annotated bibliography // Univ. Kansas Sci. Bull. 1936a. Vol. 24, N 9. P. 113—149.
- Mix A. J.** The genus *Taphrina*. II. A list of valid species // Univ. Kansas Sci. Bull. 1936b. Vol. 24, N 10. P. 151—176.
- Mix A. J.** Species of *Taphrina* on North American ferns // Mycologia. 1938. Vol. 30, N 5. P. 563—579.
- Mix A. J.** Mycelial habit in some species of *Taphrina* // Mycologia. 1939. Vol. 31, N 4. P. 445—454.
- Mix A. J.** *Taphrina osmundae* Nishida and *Taphrina higginsii* sp. nov. // Mycologia. 1947. Vol. 39. P. 71—76.
- Mix A. J.** A monograph of the genus *Taphrina* // Univ. Kansas Sci. Bull. 1949. Vol. 33, pt 1. P. 1—167.
- Mix A. J.** Additions and emendations to a monograph of the genus *Taphrina* // Trans. Kansas Acad. Sci. 1954. Vol. 57, N 1. P. 55—65.
- Moore R. T.** The correct typification of *Microstroma* Niessl and *Helostroma* Pat. // Mycotaxon. 1982. Vol. 14, Jan.—March. P. 13—16.
- Moore R. T.** The genus *Lalaria* gen. nov.: *Taphrinales* anamorphosum // Mycotaxon. 1990. Vol. 38, July—Sept. P. 315—320.
- Moore R. T.** An inventory of the phylum *Ustomycota* [Review] // Mycotaxon. 1996. Vol. 59. P. 1—31.
- Moore R. T.** About *Exobasidium* // Mycologist. 2000. Vol. 14, N 3. P. 139.
- Moore R. T., Flinn A. M.** Ubiquinone and urease distribution in *Taphrina* and *Symbiotaphrina* // Antonie van Leeuwenhoek. 1991. Vol. 59, N 1. P. 45—47.
- Müller E.** Reflections on the geographical distribution of *Exobasidium warmingii* // Kew Bull. 1977. Vol. 31, N 3. P. 545—550.
- Müller E., Magnuson J. A.** On the origin and ecology of alpine plant parasitic fungi // Arctic and Alpine Mycology II, New York: Plenum Press, 1987. P. 3—16.

Muthappa B. N. Exogenous budding from ascospores of *Taphrina* // *Canad. J. Bot.* 1969. Vol. 47, N 7. P. 1203—1204.

Nagao H., Ezuka A., Ohkubo H., Kakishima M. // A new species of *Exobasidium* causing witches' broom on *Rhododendron wadanum* // *Mycoscience*. 2001. Vol. 42. P. 549—554.

Nagao H., Imai F., Degawa Y. *Taphrina* species on the ferns // Abstracts Fifth Internat. Mycol. Congress. Vancouver, Canada, 1994. P. 152.

Nagao H., Katumoto K. Leaf blister of *Quercus phillyraeoides* caused by *Taphrina caerulescens* // *Mycoscience*. 1998. Vol. 39, N 2. P. 173—178.

Najdenov Y. Distribution of some *Taphrina* Sadeb. species on woody vegetation in Bulgaria // *Gorskostop. nauka*. 1986. Vol. 23, N 5. P. 35—40.

Nannfeldt J. A. The species of *Anthracoidea* (*Ustilaginales*) on Nordic Cyperaceae-Caricoideae, a concluding synopsis // *Symb. Bot. Upsal.* 1979. Vol. 22, N 3. P. 1—41.

Nannfeldt J. A. *Exobasidium*, a taxonomic reassessment applied to the European species // *Symb. Bot. Upsal.* 1981. Vol. 23, N 2. P. 1—72.

Nannfeldt J. A. Class *Ustilaginomycetes*, *Exobasidiales* J. Schröt. // *Nordic Macromycetes*. Vol. 3. Heterobasidioid, aphyllorphoid and gasteromycetoid *Basidiomycetes* / Eds Hansen L., Knudsen H. Copenhagen: Nordswamp, 1997. P. 80—84.

Negrean G. Genul *Exobasidium* din România // *Stud. Cercet. Biol., ser. biol. veget.* 1993. T. 45, N 2. P. 137—143.

Niessl G. von. Vorarbeiten zu einer Kryptogamenflora von Mahren und Oesterr. Schlesien. II. Pilze und Myxomyceten. *Verh. Naturforsch. Ver. (Brunn)*. 1865. Bd 3. S. 60—87.

Nishida T. A contribution to the monograph of the parasitic *Exoascaceae* of Japan // *Miyabe-Festschrift*. 1911. Tokyo. P. 157—212.

Nishida H., Sugiyama J. Phylogenetic relationships among *Taphrina*, *Saitoella* and other higher fungi // *Mol. Biol. Evol.* 1993. Vol. 10, N 2. P. 431—436.

Nishida H., Ando K., Ando Y. et al. *Mixia osmundae* — transfer from the *Ascomycota* to the *Basidiomycota* based on evidence from molecules and morphology // *Canad. J. Bot.* 1995. Vol. 73 (suppl. 1 e—h). S663—S666.

Norberg S.-O. Studies in the production of auxins and other growth stimulating substances by *Exobasidium* // *Symb. Bot. Upsaliensis*. 1968. Vol. 19. N 3. P. 1—117.

Nozu M., Yamamoto M. Electron microscopy of *Protomyces inouyei* P. Henn. causing hypertrophy of *Crepis japonica* Benth // *Trans. Mycol. Soc. Japan*. 1970a. Vol. 11, N 2. P. 76—80.

Nozu M., Yamamoto M. Electron microscopical studies on the leaf curl of peach caused by *Taphrina deformans* // *Bull. Fac. Agric. Shimane Univ.* 1970b. Vol. 45. P. 19—24.

Oberwinkler F. Was ist ein Basidiomycet? // *Zeitschr. Mykol.* 1978. Bd 44, H. 1. S. 13—29.

Oberwinkler F. The significance of the morphology of the basidium in the phylogeny of *Basidiomycetes* // *Basidium and Basidocarp*. N. Y.: Springer-Verlag, 1982. P. 9—35.

Oberwinkler F. New approaches to systematics and evolution in heterobasidiomycetous fungi // *Abstr. XVI Intern. Bot. Congr.* 1999. N 5008.

Oberwinkler F., Bauer R. The systematics of gastroid and auricularioid *Heterobasidiomycetes* // *Sydowia*. 1989. Vol. 41. P. 224—256.

Ōtani Y., Bhandary H. R. A. New *Taphrina* species on ferns — *Pteris quadriarita* Retz. // *Reports on the cryptogamic study in Nepal*. Tokyo. 1982. P. 7—10.

Palm B. J. Svenska *Taphrina*-arter // *Arkiv. Bot.* 1917. Vol. 15, N 4. P. 1—41.

Parmelee J. A. Fungi of Central Baffin Island // *The Can. Field.-Natur.* 1969. Vol. 83. P. 48—53.

- Patrignani G., Pellegrini S., Gerola F. M.** Reproductive and ultrastructural aspects of *Exobasidium rhododendri*: phylogenetic consideration // *Caryologia*. 1989. Vol. 42, N 1. P. 1—10.
- Pavgi M. S., Haware M. P.** Artificial culture of two *Protomyopsis* species in India // *Nova Hedwigia*. 1970. Vol. 19, N 1—2. P. 323—328.
- Pavgi M. S., Haware M. P.** Conidial discharge in *Protomyopsis thirumalachari* // *Pathol. Microbiol.* 1970. Vol. 35, N 5. P. 297—302.
- Pavgi M. S., Mukhopadhyay A. N.** Cytology of chlamydospore germination in *Protomyces macrosporus* Unger // *Cytologia (Tokyo)*. 1970. Vol. 35, N 3. P. 359—367.
- Phillips D. H., Burdekin D. A.** Diseases of forest and ornamental trees. Basingstoke-London: McMillan. 1985. 435 p.
- Pires V. M.** Concerning morphology of *Microstroma* and the taxonomic position of the genus // *Amer. J. Bot.* 1928. Vol. 15. P. 132—140.
- Prasad N., Agarwal J. P., Agnihotri J. P.** The genus *Protomyopsis* in India // *Indian Phytopath.* 1962. Vol. 15, N 1. P. 24—27.
- Prillinger H., Dofler Ch., Laaser G. et al.** Ein Beitrag zur Systematik und Entwicklungsbiologie Höherer Pilze: Hefe-Typen der Basidiomyceten. Teil I: *Schizosaccharomycetales*, *Protomyces*-Typ // *Zeitschr. Mycol.* 1990. Bd 56, H. 2. S. 219—250.
- Raciborski M.** *Azalea pontica* in Sandomierer Wald und ihre Parasiten // *Bull. Intern. Acad. Sci. Cracovie, Cl. Sci. Math. Nat.* 1909. Bd 2, H 7. S. 385—391.
- Rajendren R. B.** *Muribasidiospora indica* in artificial culture // *Mycopath. Mycol. Appl.* 1970. Vol. 41. N 3. P. 287—292.
- Rajendren R. B.** *Muribasidiosporaceae*, a new family of *Hymenomycetes* // *Mycologia*. 1969. Vol. 61, N 6. P. 1159—1160.
- Ramakrishnan T. S., Ramakrishnan K.** *Exobasidium* from south India // *Proceed. of the Indian Acad. Sci.* 1949. Vol. 29, sect. B, N 1. P. 5—12.
- Rao C. G. P.** Anatomical studies on abnormal growth caused by *Protomyces macrosporus* on *Coriandrum sativum* // *Indian phytopath.* 1972. Vol. 25. P. 483—496.
- Rathay E.** Über die *Exoascus* arten hervorgerufenen degenerationen der laubtriebe einiger Amygdaleen // *Sitzungsber. d. Math. Naturw. Cl. K. Acad. Wiss.* 1878. Bd 77. S. 67—82.
- Ray W. W.** Contribution to knowledge of the genus *Taphrina* in North America // *Mycologia*. 1939. Vol. 31, N 1. P. 56—75.
- Reddy M. S., Kramer C. L.** A taxonomic revision of the *Protomycetales* // *Mycotaxon*. 1975. Vol. 3, N 1. P. 1—50.
- Reid D. A.** New or interesting British plant diseases // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1969. Vol. 52, N 1. P. 19—38.
- Roivanien H.** Resultados micológicos de la expedición a Argentina y Chile en 1969—1970 // *Karstenia*. 1977. Vol. 17, N 1. P. 1—18.
- Rostrup E.** *Taphrinaceae* Daniae // *Vidensk. Meddel. Naturh. Foren. Kobenh.* 1890. P. 246—264.
- Sadebeck R.** Untersuchungen über die Pilzgattung *Exoascus* und die durch dieselbe um Hamburg hervorgerufenen Baumkrankheiten // *Jahrb. Hamburg. Wissensch. Anstalt.* 1884. Bd 1. S. 93—124.
- Sadebeck R.** Kritische Untersuchungen über durch *Taphrina*-Arten hervorgebrachten Baumkrankheiten // *Jahrb. Hamburg. Wissensch. Anstalt.* 1891. Bd 8. S. 61—95.
- Sadebeck R.** Die parasitischen *Exoasceen*. Eine monographie // *Jahrb. Hamburg. Wiss. Anstalt.* 1893. Bd 10, H. 2. S. 5—110.
- Salata B.** Szpetkowe (*Taphrinales*) // *Grzyby (Mycota)*. Tom VI. Workowce (*Ascomycetes*). Warszawa; Kraków: Polska Akad. Nauk, 1974. 88 p.
- Salata B.** Rozmieszczenie geograficzne szpetkowych (*Taphrinales*) w Polsce // *Acta Mycologica*. 1975. Vol. 11, N 1. P. 23—48.

Salata B. Ogólne rozmieszczenie geograficzne, pochodzenie i ewolucja szpetkowych (*Taphrinales*) // *Acta mycologica*. 1975. Vol. 11, N 2. P. 107—153.

Salata B. Pierwogrzynbowe (*Protomycetales*) // *Grzyby (Mycota)*. Tom XII. Workowce (*Ascomycetes*). Warszawa; Kraków: Polska Akad. Nauk, 1979. P. 1—44.

Savile D. B. O. A phylogeny of the *Basidiomycetes* // *Canad. J. Bot.* 1955. Vol. 33, N 1. P. 60—104.

Savile D. B. O. Notes on *Exobasidium* // *Canad. J. Bot.* 1959. Vol. 37, N 4. P. 641—656.

Savile D. B. O. Possible interrelationships between fungal groups // *The Fungi. An advanced treatise*. Vol. III. New York; London: Acad. Press, 1968. P. 649—675.

Schneider A. Observation d'un *Taphrina* parasite sur *Polystichum setiferum* (Forsk.) Moore ex Woynar en France // *Mycotaxon*. 1986. Vol. 25, N 2. P. 487—491.

Schneider A., Dargent R. Localisation et comportement du mycélium de *Taphrina deformans* dans le mésophylle et sous la cuticule des feuilles de pêcher (*Prunus persica*) // *Canad. J. Bot.* 1977a. Vol. 55, N 19. P. 2485—2495.

Schneider A., Dargent R. La structure de la paroi ascale chez les *Taphrina* (*Protoascomycetès*) // *Annales Sci. Natur., Bot. et biol. végét.* 1977b. Vol. 18, N 3. P. 207—220.

Sjamsuridzal W., Tajiri Y., Nishida H. et al. Evolutionary relationships of members of the genera *Taphrina*, *Protomyces*, *Schizosaccharomyces* and related taxa within the archiascomycetes: integrated analysis of genotypic and phenotypic characters // *Mycoscience*. 1997. Vol. 38, N 3. P. 267—280.

Smith W. G. Untersuchungen der Morphologie und Anatomie der durch Exoasceen verursachten Spross- und Blattdeformationen // *Fortstlich. Naturwiss. Zeitschr.* 1894. Bd 3. S. 420—427, 433—465, 473—482.

Sorokine N. Quelques notes sur l'*Ascomyces polysporus* // *Annales des sciences naturelles, sér. 6. Botanique*. 1876. N 4. P. 72.

Sommer N. F. Production by *Taphrina deformans* of substances stimulating cell elongation and division // *Physiol. Plant.* 1961. Vol. 14. P. 460—469.

Spanos Y. A., Woodward S. The effects of *Taphrina betulina* on growth of *Betula pubescens* // *European J. of Forest Pathology*. 1994. Vol. 24, N 5. P. 249—304.

Stevens R. A. A classification of Ericaceae: subfamilies and tribes // *Bot. J. Linn. Soc.* 1971. Vol. 64. P. 1—53.

Sugiyama J. Relatedness, phylogeny and evolution of the fungi // *Mycoscience*. 1998. Vol. 39, N 4. P. 487—511.

Sugiyama J., Nishida H. Phylogenetic divergence of Taphrinalean fungi: evidence from molecules and morphology // *Fifth International Congress. Abstracts*. August 14—21, 1994, Vancouver, British Columbia Canada, Vancouver, 1994. P. 213.

Sundström K.-R. Studies of the physiology, morphology and serology of *Exobasidium* // *Symb. Bot. Upsal.* 1964. Vol. 18, N 3. P. 1—89.

Swann E. C., Frieders E. M., McLaughlin D. J. *Microbotryum*, *Kriegeria* and the changing paradigm in basidiomycete classification // *Mycologia*. 1999. Vol. 91, N 1. P. 51—66.

Swann E. C., Taylor J. W. Higher taxa of *Basidiomycetes*: an 18S rRNA gene perspective // *Mycologia*. 1993. Vol. 85, N 6. P. 923—936.

Syrop M. J. Leaf curl disease of almond caused by *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. I. A light microscope study of the host/parasite relationship // *Protoplasma*. 1975a. Vol. 85, N 1. P. 39—56.

Syrop M. J. Leaf curl disease of almond caused by *Taphrina deformans* (Berk.) Tul. II. An electron microscope study of the host/parasite relationship // *Protoplasma*. 1975b. Vol. 85, N 1. P. 57—69.

Syrop M. J., Beckett A. The origin of ascospore-delimiting membrans in *Taphrina deformans* // *Arch. Mikrobiol.* 1972. Vol. 86. P. 185—191.

- Syrop M. J., Beckett A.** Leaf curl disease of almond caused by *T. deformans*. III. Ultrastructural cytology of the pathogen // *Canad. J. Bot.* 1976. Vol. 54, N 3—4. P. 293—305.
- Tanaka K.** The relation of the formation of witches' brooms in *Alnus hirsuta* and the high mortality of shoots caused by *Taphrina epiphylla* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1988a. Vol. 29, N 1. P. 13—24.
- Tanaka K.** The formation of witches' brooms on *Betula maximowicziana* caused by *Taphrina betulina* // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1988b. Vol. 29, N 3. P. 205—219.
- Taylor J., Birdwell D. O.** A scanning electron study of the infection of water oak (*Quercus nigra*) by *Taphrina caerulescens* // *Mycologia*. 2000. Vol. 92, N 2. P. 309—311.
- Tehler A.** A cladistic outline of *Eumycota* // *Cladistics*. 1988. Vol. 4. P. 227—277.
- Tehler A.** Morphological date, molecular date, and total evidence in phylogenetic analysis // *Canad. J. Bot.* 1995. Vol. 73, suppl. 1. P. S667—S676.
- Thompson E. O.** Morphological differences in *Taphrina caerulescens* upon different species of *Quercus* // *Univ. Kansas Sci. Bull.* 1940. Vol. 26. P. 357—366.
- Tubaki K.** Biological and cultural studies of three species of *Protomyces* // *Mycologia*. 1957. Vol. 49, N 1. P. 44—54.
- Unger F.** Exantheme der Pflanzen. Wien: Verl. C. Gerold. 1833. 422 S.
- Valadon L. R. G.** The behaviour of nucleic acid and other constituents in *Protomyces inundatus* Dang. // *J. Exper. Bot.* 1962. Vol. 13. P. 378—389.
- Valadon L. R. G.** Carotenoid pigments of some lower *Ascomycetes* // *J. Exper. Bot.* 1964. Vol. 15. N 44. P. 219—224.
- Valadon L. R. G., Manners J. G., Myers A.** Studies on the life history and taxonomic position of *Protomyces inundatus* Dang. // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1962. Vol. 45, N 4. P. 573—586.
- Venitt S., Myers A., Manners J. G.** Studies of conjugation in *Protomyces inundatus* // *Exper. Cell Res.* 1968. Vol. 50. P. 9—18.
- Verona O., Rambelli A.** Notizie intorno ai caratteri di alcune specie di *Taphrina* in fase saprofitaria (*Saprotaphrina*) // *Ann. fac. agrar. univ. Pisa*. 1962. Vol. 23. P. 1—36.
- Wakker J. H.** Untersuchungen über den Einfluss parasitischer Pilze auf ihre Nährpflanzen // *Jahrb. Wiss. Bot.* 1892. Bd 24. S. 499—548.
- Watling R.** Deformed *Prunus* fruits from India // *Bot. Soc. Edinburgh*. 1987. Vol. 45, pt. 2. P. 157—159.
- Webster J.** Introduction to fungi. Cambridge: Cambridge Univers. Press, 1977. 424 p.
- Wieben M.** Die Infection, die Myzelüberwinterung, und die Kopulation bei *Exoascen* // *Forsch. Gebiet Pflanzenkrankh. und der Immunität Pflanzenreich*. 1927. Bd 3. S. 139—176.
- Wolf F. A.** Spore discharge in *Taphrina* // *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.* 1958. Vol. 74. P. 161—162.
- Wolf F. T., Wolf F. A.** Pathology of *Camellia* leaves infected by *Exobasidium camelliae* var. *gracilis* Shirai // *Phytopathology*. 1952. Vol. 42, N 3. P. 147—149.
- Yamada T., Tsukamoto H., Shiraishi T. et al.** Detection of indoleacetic acid biosynthesis in some species of *Taphrina* causing hyperplastic disease in plants // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan*. 1990. Vol. 56, N 4. P. 532—540.
- Yamamoto M., Nozu M.** Electron microscopical studies on the leaf tissue of cherry tree infected with *Taphrina cerasi* // *J. Japan. Forest Sci.* 1972. Vol. 54. P. 100—107.
- Yarwood C. E.** Diurnal cycle of ascus maturation in *Taphrina deformans* // *Amer. J. Bot.* 1941. Vol. 28. P. 355—357.
- Zeller S. M.** Some new or noteworthy fungi on ericaceous hosts in the Pacific Northwest // *Mycologia*. 1934. Vol. 26, N 4. P. 291—304.

СОКРАЩЕННЫЕ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ НАЗВАНИЯ, ПРИНЯТЫЕ ПРИ УКАЗАНИИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ВИДОВ

Европейская часть (Европ. ч.)

Арханг.	— Архангельская обл.
Астрах.	— Астраханская обл.
Башк.	— Башкортостан
Белгор.	— Белгородская обл.
Владимир.	— Владимирская обл.
Воронеж.	— Воронежская обл.
Калуж.	— Калужская обл.
Краснодар.	— Краснодарский край
Курск.	— Курская обл.
Лен.	— Ленинградская обл.
Моск.	— Московская обл.
Мурм.	— Мурманская обл.
Орл.	— Орловская обл.
Перм.	— Пермская обл.
Псков.	— Псковская обл.
Ростов.	— Ростовская обл.
Рязан.	— Рязанская обл.
Саратов.	— Саратовская обл.
Свердл.	— Свердловская обл.
Смол.	— Смоленская обл.
Тамбов.	— Тамбовская обл.
Тат.	— Татарстан
Твер.	— Тверская обл.
Тульск.	— Тульская обл.

Челяб. — Челябинская обл.

Яросл. — Ярославская обл.

Кавказ

Сев. Осет. — Северная Осетия

Ставроп. — Ставропольский край

Западная Сибирь (Зап. Сибирь)

Алт. — Алтайский край

Новосиб. — Новосибирская обл.

Омск. — Омская обл.

Томск. — Томская обл.

Восточная Сибирь (Вост. Сибирь)

Иркут. — Иркутская обл.

Краснояр. — Красноярский край

Читин. — Читинская обл.

Дальний Восток (Дальн. Восток)

Амур. — Амурская обл.

Еврейск. — Еврейская обл.

Камч. — Камчатская обл.

Магад. — Магаданская обл.

Примор. — Приморский край

Сахал. — Сахалинская обл.

Хабар. — Хабаровский край

СПИСОК ФАМИЛИЙ АВТОРОВ И ИХ СОКРАЩЕНИЙ, ПРИВЕДЕННЫХ ПРИ ТАКСОНАХ ГРИБОВ

- Arx — Arx J. A. (1922—1988)
 G. F. Atk. — Atkinson G. F. (1854—1918)
 de Bary — Bary A. de (1831—1888)
 R. Bauer — R. Bauer
 A. Blytt — Blytt A. G. (1843—1898)
 Berenger — Berenger G. A. (1815—1895)
 Berk. — Berkeley M. J. (1803—1889)
 Boud. — Boudier J. L. E. (1828—1890)
 Broome — Broome C. E. (1812—1886)
 Bres. — Bresadola G. (1847—1929)
 Bubák — Bubák F. (1865—1925)
 Buhr — Buhr H. (1902—1968)
 Büren — Büren G.
 E. J. Butler — Butler E. J. (1874—1943)
 Cocc. — Cocconi G. (1822—1904)
 Cramer — C. E. Cramer (1831—1901)
 P. A. Dang. — Dangeard P. C. A. (1862—1947)
 Davis — Davis J. J. (1852—1937)
 Desm. — Desmazières J. B. H. J. (1786—1862)
 Döbblers — Döbblers P. Dodge
 Donk — Donk M. A. (1908—1972)
 Eliasson — Eliasson A. G. (1860)
 Ellis — Ellis J. B. (1829—1905)
 B. Erikss. — B. Eriksson
 O. E. Erikss. — O. E. Eriksson (1935)
 J. Erikss. — J. Eriksson
 Everhart — Everhart B. M. (1818—1904)
 Farl. — Farlow W. G. (1844—1919)
 E. Fisch. — Fischer E. (1861—1939)
 Fr. — Fries E. M. (1719—1878)
 Fuckel — Fuckel L. (1821—1876)
 Gäum. — Gämman E. A. (1893—1963)
 Georgescu — Georgescu C. C. (1898—1968)
 Giesenh. — Giesenhagen K. F. G. (1860—1928)
 Gjaerum — Gjaerum H. B.
 Henn. — Hennings P. C. (1841—1908)
 Herzfeld — Herzfeld S. (1868—1930)
 Ikeno S. — Ikeno S. (1867—1944)
 Ito S. S. — Ito (1883—1962)
 Jaap — Jaap O. (1864—1922)
 Jacz. — Jaczewskij A. A. — Ячевский A. A. (1863—1932)
 Jenkins — Jenkins A. E. (1886—1973)
 Johanson — Johanson C. J. (1858—1888)
 Juel — Juel H. O. (1863—1931)
 Jülich — Jülich W. (1942)
 P. Karst. — Karsten P. (1834—1917)
 Kramer — Kramer C. L. (1928)
 K. Krieg. — Krieger K. W. (1848—1921)
 Kühn — Kühn J. G. (1825—1910)
 Kusano — Kusano S. (1874—1962)
 Kuschke — Kuschke Ju. — Кушке Ю. Э.
 Lagerh. — Lagerheim G. (1860—1926)
 Laubert — Laubert K. B. (1870)
 Lindau — Lindau G. (1866—1923)
 Linder — Linder D. H. (1899—1946)
 Lindr. — Lindroth J. I. (1872—1943)
 Linh. — Linhart G. (1844—1925)
 Magnus — Magnus P. W. (1844—1914)
 Maire — Maire R. (1878—1949)
 C. Massal. — Massalongo C. B. (1852—1928)
 Mix — Mix A. J. (1888—1956)
 Mont. — Montagne J. P. F. C. (1874—1927)
 Nannf. — Nannfeldt J. A. (1904—1985)
 Nishida — Nishida T. (1874—1927)
 Oberw. — Oberwinkler F. (1939)
 H. Ōtani — Ōtani
 Palm — Palm B. T. (1887—1956)
 Pass. — Passerini G. (1816—1893)
 Pat. — Patouillard N. Th. (1854—1926)
 Peck — Peck Ch. H. (1833—1917)
 Pers. — Persoon C. H. (1761—1836)

Pidopl. — Pidoplichko N. M. (1938)
 Quél. — Quélet L. (1832—1899)
 Rabenh. — Rabenhorst G. L. (1806—
 1881)
 Racib. — Raciborski M. (1863—1917)
 Ráthay — Ráthay E. (1845—1900)
 W. W. Ray — Ray W. W. (1909)
 M. S. Reddy — Reddy M. S.
 D. A. Reid — Reid D. A. (1927)
 B. L. Rob. — Robinson B. L. (1864—1935)
 Rostr. — Rostrup F. G. E. (1831—1907)
 Sacc. — Saccardo P. A. (1831—1920)
 Sadeb. — Sadebeck R. E. B. (1839—1905)
 Savile — Savile D. B. O. (1909)
 J. Schröt. — Schröter J. (1837—1894)
 Shirai — Shirai M. (1863—1932)
 Siegmund — Siegmund W.
 Siemaszko — Siemaszko W. — Семаш-
 ко В. (1887—1943)
 Shear — Shear C. L. (1865—1956)
 Sorokin — Sorokin N. V. — Сорокин Н. В.
 (1846—1909)
 Svendsen — Svendsen C. J.
 Syd. et P. Syd. — Sydow H. (1879—1946)
 et Sydow P. (1851—1925)

F. L. Tai — Tai F. L. (1893—1973)
 F. Thomas — Thomas F. A. W. (1840—
 1918)
 Thüm. — Thümen F. (1839—1892)
 Trotter — Trotter A. (1874—1967)
 Tul. — Tulasne L.-R. (1815—1885)
 Unger — Unger F. (1800—1870)
 Vánky — Vánky K. (1930)
 Vestergr. — Vestergren T. (1875—1930)
 Volkart — Volkart A. (1873—1951)
 Vuill. — Vuillemin J. P. (1861—1932)
 Viégas — Viégas A. P. (1905—1986)
 J. Webster — Webster J. (1925)
 Werderm. — Werdermann E. (1892—1959)
 Westend. — Westendorp G. D. (1813—
 1869)
 Wieben — Wieben M.
 Woron. Woronichin N. N. — Воронихин Н. Н.
 (1882)
 Woronin — Woronin M. S. — Воронин М. С.
 (1838—1903)
 Woronow — Woronow Ju. N. — Воро-
 нов Ю. Н. (1874—1931)
 Yoshino — Yoshino K.
 Zeller — Zeller S. M. (1885—1948)

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ *

Анаморфа — бесполоя стадия (часть) цикла развития плеоморфных грибов.

Аскогенные клетки = *хламидоспоры* (для *Protomycetales*) — толстостенные клетки, формирующиеся на мицелии интеркалярно либо терминально, в которых осуществляется кариогамия, в результате чего образуются диплоидные ядра.

Аскоспоры = *эндоспоры* (у сумчатых грибов) — споры, образующиеся в результате мейоза диплоидного ядра и последующих митотических делений непосредственно в сумке.

Аскома — плодовое тело аскомицетов.

Базальная клетка = *подсумочная клетка* — клетка, располагающаяся в основании сумок *Taphrinales* и отчленяющаяся от сумки перегородкой, лишенной каких-либо пор. Наличие или отсутствие базальных клеток имеет важное таксономическое значение для видов порядка *Taphrinales*.

Базидия — репродуктивная клетка базидиомицетов, в которой на ранней стадии происходит кариогамия, образуется диплоидная зигота, и затем имеет место мейоз, в результате которого формируются гаплоидные ядра, дающие начало базидиоспорам.

Базидиома — плодовое тело базидиомицетов.

Базидиоспора — гаплоидная спора, образующаяся на базидии.

Бластоспоры (иногда именуемые *конидиями*) (для *Taphrinales*) — споры, образующиеся в результате почкования аскоспор непосредственно в самой сумке или вне ее. Обычно бластоспоры в своей массе трудно отличимы от аскоспор, но несколько мельче их.

«Ведьмины метлы» — специфическое разрастание большого числа боковых побегов растений вследствие стимуляции роста грибами их пазушных почек и нарушения апикальной доминантности основного побега.

Везикула — у протомициевых то же, что и синаск (см. *синаск*).

Галлы — местные тканевые новообразования, возникающие на отдельных частях любых органов растений в результате воздействия возбудителей и сопровождающиеся гипертрофией и гиперплазией клеток.

Гимениальный слой — спороносный слой сумчатых и базидиальных грибов, состоящий из спорообразующих органов (сумок или базидий), иногда с промежуточными выростами стерильного мицелия (парафизы, цистиды).

Дикарион — двухъядерное состояние клеток после плазмогамии и до кариогамии, при котором ядра делятся конъюгированным делением.

Иифекция системная — способ инфицирования грибом растения, в результате которого обычно зимующий мицелий поражает все (или почти все) органы и ткани.

* Курсивом выделены термины-синонимы, не используемые в основном тексте Определителя.

Инфекция локальная — способ инфицирования грибом растения, в результате которого мицелий поражает лишь часть какого-либо органа.

Коидии (для Exobasidiales) — вегетативные споры, образующиеся в результате деления базидиоспор.

Муральные споры — многоклеточные споры. Характерны для рода *Muribasidiopora* (Exobasidiales).

Парафизы — стерильные выросты в гимении базидиальных грибов, располагающиеся обычно между базидий. Парафизы в гимении экзобазидиальных свойственны только видам рода *Kordyana*.

Септа — перегородка в мицелии между соседними клетками; ее строение имеет важное таксономическое значение.

Синаск = *везикула, спорангий, споровый мешок* (для Protomycetales) — сложная сумка, каждый участок цитоплазмы которой с ядром, делящимся мейотически, представляет собою отдельную сумку, лишенную клеточных стенок.

Стеригмы — выросты базидии, на которых образуются базидиоспоры, по которым осуществляется переход ядер из базидий в базидиоспоры.

Строма — тесно переплетенные гифы, образующие своеобразную тканеподобную структуру. Слабо развитая строма характерна для некоторых представителей Exobasidiales (*Arcticomycetes*, *Kordyana*) и Microstromatales.

Сумчатый слой = *гимениальный слой* (для Taphrinales) — слой, или гимений, образованный тесно расположенными рядами сумок и располагающийся на поверхности пораженных органов, часто на нижней стороне листьев.

Сумка (аск) — репродуктивная клетка аскомицетов, в которой на ранней стадии происходит кариогамия, образуется диплоидная зигота, и затем имеет место мейоз, в результате которого формируются гаплоидные ядра, дающие начало аскоспорам. У видов Taphrinales сумка часто располагается на базальной клетке.

Типовой хозяин — растение, на котором был впервые описан тот или иной вид (номенклатурный тип) паразитического гриба.

Хиларный отросток, хилум — отросток на базидиоспоре у некоторых представителей Exobasidiales, обычно являвшийся местом ее прикрепления к базидии.

Эндоспоры = аскоспоры (см. аскоспора).

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ *

- Arcticomyces** Savile 77
Arcticomyces warmingii (Rostr.) Savile 77, 78
Ascomyces Mont. et Desm. 16
Ascomyces alni Berk. et Broome 27
Ascomyces alutaceus Thüm. 39
Ascomyces aureus [Pers.] Magn. 52
Ascomyces bullatus Berk. 41
Ascomyces caerulescens Mont. et Desm. 39
Ascomyces deformans Berk. 44
Ascomyces deformans Berk. var. *purpurascens* Ellis et Everhart 27
Ascomyces extensus Peck 39
Ascomyces polysporus Sorokin 25
Ascomyces quercus Cooke 39
Ascomyces rubrobrunneus Peck 39
Ascomyces tosquetii Westend. 29, 30
Ascomyces tosquetii Westend. var. *strobilina* Rostr. 27
Ascosporium Berk. 16
Ascosporium bullatum Berk. 41
Ascosporium deformans Berk. 44
Auerobasidium Arnaud 104
- Burenia** M. S. Reddy et C. L. Kramer 59
Burenia cicutae (Lindr.) M. S. Reddy et C. L. Kramer 60
Burenia inundata (P. A. Dang.) M. S. Reddy et C. L. Kramer 60
- Cladosporium** *exoasci* Lind 48
- Entomospora* Sacc. ex Jacz. 16
Entyloma leucanthemi H. et P. Sydow 67
Entyloma matricariae Rostr. 65
Entyloma schinzianum (Magn.) Bubák 79
Exoascus Fuckel 16
Exoascus acericolus (C. Massal.) Sacc. 24
Exoascus acerinus (Eliasson) Sacc. 24
Exoascus aceris Linh. 25
Exoascus aemiliae Pass. 38
Exoascus alni de Bary 29
Exoascus alni de Bary. a. *alni-glutinosae* Fuckel 29
Exoascus alni-incanae (Kühn) Sadeb. 27
Exoascus alnitorquus (Tul.) Sadeb. 30
Exoascus alnitorquus (Tul.) Kühn f. *alni-incanae* Kühn 27
Exoascus amentorum Sadeb. 27
Exoascus amygdali Jacz. 40
Exoascus aureus [Pers.] Sadeb. 50, 52
Exoascus bacteriospermus (Johanson) Sacc. 31
Exoascus betulae Fuckel 32
Exoascus betulinus (Rostr.) Sadeb. 34
Exoascus bullatus (Berk. et Broome) Fuckel 41, 43
Exoascus campestris Sacc. 54
Exoascus carpini Rostr. 37
Exoascus cecidomophilus Atk. 43
Exoascus celtidis (Sadeb.) Sacc. 38
Exoascus cerasi (Fuckel) Sadeb. 49
Exoascus cerasi-microcarpae Kuschke 42
Exoascus coerulescens (Mont. et Desm.) Sadeb. 39
Exoascus communis Sadeb. 42
Exoascus confusus Jacz. 24
Exoascus confusus G. F. Atk. 24, 43
Exoascus crataegi (Sadeb.) Sacc. 43
Exoascus crataegi (Fuckel) Sadeb. 43
Exoascus deformans (Berk.) Fuckel α *persicae* Fuckel 44
Exoascus deformans (Berk.) Fuckel β *cerasi* Fuckel 49
Exoascus deformans (Berk.) Fuckel var. *potentillae* Farl. 49

* Курсивом отмечены синонимы.

- Exoascus epiphyllus* Sadeb. 28
Exoascus epiphyllus Sadeb. var. *maculans* Sadeb. 29
Exoascus filicinus (Rostr. ex Johanson) Sacc. 20
Exoascus flavo-aureus Cocc. 52
Exoascus flavus Sadeb. 29
Exoascus insititiae Sadeb. 46
Exoascus jaczewskii (Palm) Jacz. 24, 43
Exoascus janus F. Thomas 35
Exoascus johansonii (Sadeb.) Sadeb. 50
Exoascus kruchii Vuill. 40
Exoascus lutescens (Rostr.) Sadeb. 22
Exoascus medius Jacz. 30
Exoascus minor (Sadeb.) Sacc. 50
Exoascus nanus (Johanson) Sacc. 36
Exoascus nanus (Johanson) Sacc. var. *hyperborea* Juel. 36
Exoascus populi Thüm. 52
Exoascus potentillae (Farl.) Sacc. 49
Exoascus pruni Fuckel 47
Exoascus pruni-acidae Jacz. 50
Exoascus pruni-subcordatae Zeller 42
Exoascus purpurascens (B. L. Rob.) Sacc. 27
Exoascus rhaeticus (Volkart) Sadeb. 69
Exoascus rhizophorus (Johans.) Sadeb. 53
Exoascus rostrupianus Sadeb. 47
Exoascus sorbi Jacz. 48
Exoascus tosquinetii (Westend.) Sacc. 30
Exoascus turgidus Sadeb. 34
Exoascus ulmi Fuckel 54
Exoascus unilateralis Peck 43
Exoascus vestergranii (Giesenh.) Sacc. et Syd. 23
Exoascus viridis Sadeb. ap. Jaap 31
Exoascus wiesneri Ráthay 49
Exobasidiellum Donk 79
Exobasidiellum culmigenum J. Webster et D. A. Reid 79
Exobasidiellum graminicolum (Bres.) Donk 79, 80
Exobasidium Woronin 81
Exobasidium aequale Sacc. 85
Exobasidium andromedae P. Karst. 94
Exobasidium andromedae P. Karst. f. *vac-cinii myrtilli* Maire 95
Exobasidium andromedae P. Karst. f. *uvae-ursi* Maire 100
Exobasidium angustisporum Linder 78, 85
Exobasidium antarcticum Speg. 76
Exobasidium arctostaphyli sensu auct. p. p. 100
Exobasidium arescens Nannf. 86
Exobasidium burtii Zeller 73, 86
Exobasidium camelliae Shirai 87
Exobasidium camelliae var. *gracilis* Shirai 91
Exobasidium cassandrae Peck 87
Exobasidium cassiopes Peck 73, 78, 87
Exobasidium caucasicum Woron. 88
Exobasidium cylindrosporum Ezuka 93
Exobasidium decolorans Harkn. 73, 89
Exobasidium dimorphosporum Savile 73
Exobasidium discoideum sensu auct. eur. 91
Exobasidium discoideum Ell. var. *horvathianum* F. Thomas 91
Exobasidium dubium Racib. 89
Exobasidium empetri S. Ito et H. Ôtani 73, 90
Exobasidium expansum Nannf. 90
Exobasidium gracilis (Shirai) Syd. 91
Exobasidium graminicola Bres. 79
Exobasidium horvathianum (F. Thomas) Nannf. 91
Exobasidium hypogenum Nannf. 92
Exobasidium yoshinagai Henn. 93
Exobasidium japonicum Shirai 80, 92
Exobasidium juelianum Nannf. 80, 93
Exobasidium juglandis (Béranger) Pat. 106
Exobasidium karstenii Lind 94
Exobasidium karstenii Sacc. et Trotter 80, 94
Exobasidium kawanense Ezuka 93
Exobasidium ledi P. Karst. 94
Exobasidium magnusii Woron. 89
Exobasidium myrtilli Siegmund 94
Exobasidium myrtilli «ulig.» Sundström 90
Exobasidium myrtilli «vit. id.» Sundström 93
Exobasidium nudum (Shirai) S. Ito et H. Ôtani 91
Exobasidium otanianum Ezuka 93
Exobasidium oxycocci Rostr. ex Shear 95, 96
Exobasidium pachysporum Nannf. 95, 96
Exobasidium pentasporium Shirai 97
Exobasidium phyllodoces (Savile) Savile 73, 97
Exobasidium reticulatum Ito et Saw. 103
Exobasidium rhododendri Qué. 98
Exobasidium rhododendri (Fuckel) C. E. Cramer 96, 98
Exobasidium rostrupii Nannf. 96, 98

- Exobasidium sasanquae** Hara et Ezuka 91
Exobasidium savilei Nannf. 99
Exobasidium schinzianum Magn. 79
Exobasidium splendidum Nannf. 99
Exobasidium sundstroemii Nannf. 99
Exobasidium sydowianum Nannf. 100
Exobasidium unedonis Maire 100
Exobasidium uvae-ursi (Maire) Juel 100
Exobasidium vaccinii (Fuckel) Woronin 73, 78, 101
Exobasidium vaccinii var. *arctostaphyli* sensu Savile 100
Exobasidium vaccinii f. *circumscripta* F. Thomas 86, 95, 98, 101
Exobasidium vaccinii a Juel 101
Exobasidium vaccinii b Juel 95
Exobasidium vaccinii c Juel 86
Exobasidium vaccinii d Juel 98
Exobasidium vaccinii e Juel 87
Exobasidium vaccinii ssp. *andromedae* P. Karst. 94
Exobasidium vaccinii var. *japonicum* McNabb 92
Exobasidium vaccinii var. *myrtilli* Thüm. 94
Exobasidium vaccinii f. *ramicola* F. Thomas 85, 95, 99
Exobasidium vaccinii f. *rhododendri flavi* Bubák 89
Exobasidium vaccinii-myrtilli b Juel 90
Exobasidium vaccinii-myrtilli c Juel 93
Exobasidium vaccinii-myrtilli d Juel 85
Exobasidium vaccinii-myrtilli e Juel 94
Exobasidium vaccinii-myrtilli f Juel 88
Exobasidium vaccinii-myrtilli g Juel 99
Exobasidium vaccinii-uliginosi Boud. 73, 102
Exobasidium vaccinii-uliginosi Boud. var. *phyllodoces* Savile 97
Exobasidium vexans Masee 102
Exobasidium warmingii Rostr. 77

Fusidium juglandis Béranger 106
Fusidium vaccinii Fuckel 94, 101
Fusisporium album Desm. 105

Galzinia Bourdot 79

Helostroma Pat. 105
Helostroma album (Desm.) Pat. 105

Kabatiella Bubák 104
Kordyana Racib. 103
Kordyana pinangae Racib. 103

Lalaria Moore 17
Lalaria caerulescens Moore 39
Lalaria carnea Moore 36
Lalaria cerasi Moore 50
Lalaria coccinea Moore 39
Lalaria confusa Moore 43
Lalaria deformans Moore 44
Lalaria johansonii Moore 52
Lalaria nana Moore 36
Lalaria populina Moore 53
Lalaria purpurascens Moore 27
Lalaria tosquetii Moore 30
Lalaria ulmi Moore 55
Lelum Racib. 103

Magnusiella Sadeb. 16, 67
Magnusiella lutescens (Rostr.) Sadeb. 22
Magnusiella potentillae (Farl.) Sadeb. 49
Magnusiella umbelliferarum (Rostr.) Bühren 68
Microstroma Niessl 105
Microstroma album (Desm.) Sacc. 105
Microstroma album (Desm.) Sacc. var. *japonicum* P. Henn. 105
Microstroma brachysporium (Peck) Vestergr 106
Microstroma juglandis (Béranger) Sacc. 78, 106
Microstroma magnusii (Woron.) Jacz. 89
Microstroma melandri Siem. 105
Microstroma pallidum (Niessl.) Niessl 106
Microstroma pentasporum Shirai 97
Microstroma quercinum (Opiz) Niessl 105
Mixia C. L. Kramer 56
Mixia osmundae (Nishida) C. L. Kramer 56
Muribasidiospora Kamat et N. M. Rajendren 103
Muribasidiospora celtidis (Ramakrishnan) Kamat et N. M. Rajendren 103
Muribasidiospora hesperidum (Maire) Kamat et N. M. Rajendren 103
Muribasidiospora indica Kamat et N. M. Rajendren 103

Oidium bullatum Berk. et Broome 41

Physoderma Wallr. 61
Physoderma gibbosum Wallr. 64
Protomyces Unger 61, 66
Protomyces bellidis K. Krieg. 67
Protomyces burenianus Buhr 62
Protomyces cari A. Blytt 64

Protomyces cicutae (Lindr.) Arx 60
Protomyces crepidicola Büren 65
Protomyces crepidis Büren 62, 65
Protomyces crepidis Jaap 65
Protomyces crepidis (Jaap) Sacc. et Trott. 62
Protomyces cirsii-oleracei Buhr 65
Protomyces crepidis-paludosae Büren 62, 63
Protomyces grandisporus M. S. Reddy 62
Protomyces gravidus Davis 62
Protomyces inouyei P. Henn. 64
Protomyces inundatus P. A. Dang. 60
Protomyces kreuthensis Kühn 65
Protomyces kriegermanus Büren 65
Protomyces helminthae Maire 65
Protomyces helosciadii Phillips 60
Protomyces leucanthemi (Magn.) Arx 67
Protomyces macrosporus Unger 57, 63, 64
Protomyces matricariae H. Syd. 63, 65
Protomyces pachydermus Thüm. 63, 65
Protomyces picridis Büren 65
Protomyces rhaeticus (Volkart) Arx 69
Protomyces umbelliferarum (Rostr.) Arx 68
Protomyces wodziczkoii Szulcz et C. L. Kramer 62
Protomycopsis Magn. 66
Protomycopsis ajmeriensis Gupta 66
Protomycopsis bellidis (K. Krieg.) Magn. 63, 67
Protomycopsis crotolariae Joshi 66
Protomycopsis leucanthemi Magn. 63, 67
Protomycopsis patelii Pavgi et Thirum. 66
Protomycopsis phaseoli (Patel, Kukarni et Dhand) Ramkr. et Subram. 66
Protomycopsis thirumalacharii Pavgi 66
Sarcorhopalum Rabenh. 16
Symbiotaphrina Kühlwein 17
Symbiotaphrina buchneri Kühlwein, Jurzitza 17
Saprotaphrina Verona et Rambelli 18
Sistotrema Pers. 79

Taphria Fr. 16
Taphria aurea (Pers.) Fr. 16
Taphridium Lagerh. et Juel 67
Taphridium algeriense Juel 68
Taphridium cicutae Lindr. 60
Taphridium inundatum (P. A. Dang.) Büren 60

Taphridium rhaeticum (Volkart) Volkart ex Büren 69
Taphridium umbelliferarum (Rostr.) Lagerh. et Juel 68
Taphrina Fr. 16
Taphrina acericola C. Massal. 21, 24, 26
Taphrina acericola C. Massal. var. *pseudoplatani* C. Massal. 25
Taphrina acerina Eliasson 21
Taphrina alni (Berk. et Broome) Gjaerum 26, 97
Taphrina alnastri Lagerh. ap. Vestergr. 31
Taphrina alni-incanae (Kühn) Magnus 27
Taphrina alni-japonicae Nishida 29
Taphrina alpina Johanson 36
Taphrina amentorum (Sadeb.) Rostr. 27
Taphrina alnitorqua Tul. 30
Taphrina alutacea (Thüm.) Sacc. 39
Taphrina amentorum (Sadeb.) Sacc. 27
Taphrina americana Mix 37
Taphrina amygdali (Jacz.) Mix 40
Taphrina amygdali (Jacz.) Pidopl. 40
Taphrina armeniacae Georgescu et Badea 46
Taphrina athyrii Siemaszko 20, 21
Taphrina athyrii Siemaszko 20
Taphrina auctumnalis (Sadeb.) Palm 32
Taphrina aurea [Pers.] Tul. 52
Taphrina aurea auct. p. p. 50
Taphrina australis (Atk.) Giesenh. 37
Taphrina bacteriosperma Johanson 26, 31
Taphrina bergeniae Döbbeler 54
Taphrina betulae (Fuckel) Johanson 32, 33
Taphrina betulicola Nishida 33
Taphrina betulina Rostr. 33, 34
Taphrina borealis (Johanson) Johanson 28
Taphrina bullata (Berk. et Broome) Tul. 33, 41
Taphrina caerulescens (Mont. et Desm.) Tul. 33, 39
Taphrina carnea Johanson 33, 35
Taphrina carpini (Rostr.) Johanson 33, 37
Taphrina cecidomophila (Atk.) Giesenh. 43
Taphrina celtidis Sadeb. 38
Taphrina cerasi (Fuckel) Sadeb. 49
Taphrina cerasi-microcarpae (Kuschke) Laubert 42
Taphrina communis (Sadeb.) Giesenh. 42
Taphrina communis (Sadeb.) Martin 42
Taphrina confusa (G. F. Atk.) Giesenh. 43

- Taphrina confusa* (Jacz.) Laubert ap. Sorauer 24
- Taphrina coryli*** Nishida 38
- Taphrina crataegi*** Sadeb. 33, 43
- Taphrina crepidis* Lagerh. ap. Vestergr. 69
- Taphrina cystopteridis*** Mix 20
- Taphrina deformans*** (Berk.) Tul. 12, 41, 44, 45
- Taphrina deformans* (Berk.) Fuckel var. *armeniaca* Ikeno 46
- Taphrina epiphylla*** (Sadeb.) Sacc. 26, 28
- Taphrina extensa* (Peck) Sacc. 39
- Taphrina filicina*** Rostr. ex Johanson 20, 21
- Taphrina flavo-aurea* (Cocc.) Jacz. 52
- Taphrina flavo-aurea* (Cocc.) Laubert ap. Sorauer 52
- Taphrina fusca* Giesenh. 22
- Taphrina gilgii* Henn. et Lindau 50
- Taphrina hiratsukae*** Nishida ex Yoshino 21, 22
- Taphrina hiratsukae* Nishida ex Yoshino 22
- Taphrina insititiae*** (Sadeb.) Johanson 45, 46
- Taphrina jaczewskii* Palm 24
- Taphrina janus* (F. Thomas) Giesenh. 35
- Taphrina japonica*** Kusano 29
- Taphrina johansonii*** Sadeb. 50, 51
- Taphrina klebahnii* Wieben 28
- Taphrina kruchii*** (Vuill.) Sacc. 40
- Taphrina lagerheimii* Palm 34
- Taphrina lapponica* Juel 34
- Taphrina lata* Palm 34
- Taphrina longpipes* G. F. Atk. 42
- Taphrina lutescens*** Rostr. 21, 22
- Taphrina macrophylla* W. W. Ray 29
- Taphrina media* Palm 30
- Taphrina minor* Sadeb. 50
- Taphrina mirabilis* (G. F. Atk.) Giesenh. 42
- Taphrina moriformis* Bubák. 22
- Taphrina mume*** Nishida 45, 46
- Taphrina nana*** Johanson 33, 36
- Taphrina oreoselini* C. Massal. 68
- Taphrina ostryae*** C. Massal. 38
- Taphrina padi*** (Jacz.) Mix 45, 47
- Taphrina polyspora*** (Sorokin) Johanson 25, 26
- Taphrina polyspora* (Sorokin) Johanson var. *pseudoplatani* C. Massal. 25
- Taphrina polystichi* Mix 23
- Taphrina populina*** (Fr. : Fr.) Fr. 51, 52
- Taphrina potentillae* (Farl.) Johanson 49
- Taphrina pruni*** (Fuckel) Tul. 45, 47
- Taphrina pruni* (Fuckel) Tul. var. *divaricata* Jacz. 47
- Taphrina pruni* (Fuckel) Tul. var. *padi* Jacz. 47
- Taphrina pruni* (Fuckel) Tul. var. *ussuriensis* Jacz. 47
- Taphrina pruni-acidae* (Jacz.) Mix 50
- Taphrina pseudoplatani*** (C. Massal.) Jaap 25
- Taphrina purpurascens*** (Ellis et Everhart) B. L. Rob. 27
- Taphrina quercus* (Cooke) Sacc. 39
- Taphrina rhaetica* Volkart 69
- Taphrina?* *rhizipes* (G. F. Atk.) Giesenh. 42
- Taphrina rhizophora*** Johanson 50, 51, 53
- Taphrina rostrupiana* (Sadeb.) Giesenh. 47
- Taphrina sadebeckii*** Johanson 26, 29
- Taphrina sadebeckii* Johanson subsp. *borealis* Johanson 28
- Taphrina siemaszkoi* Mix 22
- Taphrina sorbi*** (Jacz.) Mix 48
- Taphrina splendens* Palm 34
- Taphrina struthiopteridis* Nishida 22
- Taphrina struthiopteridis* Siemaszko 22
- Taphrina tormentillae*** Rostr. 45, 49
- Taphrina tosquetii*** (Westend.) Magn. 26, 30
- Taphrina turgida* (Sadeb.) Giesenh. 34
- Taphrina ulmi*** (Fuckel) Johanson 51, 54
- Taphrina umbelliferarum* Rostr. 68
- Taphrina unilateralis* (Peck) Laubert 43
- Taphrina unilateralis* (Peck) Mix 43
- Taphrina vestergrenii*** Giesenh. 21, 23
- Taphrina virginica* Seymour et Sadeb. 38
- Taphrina viridis*** (Sadeb.) Maire 31
- Taphrina wettsteiniana*** Herzfeld 21, 23
- Taphrina wiesneri*** (Ráthay) Mix 49, 51
- Taphrina willeana* Svendsen 34
- Trichothecium roseum* Link 48
- Volkartia*** Maire 69
- Volkartia rhaetica*** (Volkart) Maire 69
- Volkartia umbelliferarum* (Rostr.) Büren 68
- Vuilleminia*** Maire 79

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ-ХОЗЯЕВ *

- Acer campestre* L. 24, 25
 — *mono* Maxim. 25
 — *platanoides* L. 25
 — *pseudoplatanus* L. 26
 — *tataricum* L. 25
Aegopodium podagraria L. 64, 65
Alnus glutinosa (L.) Gaertn. 28—30
 — *hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr. 28, 29
 — *incana* (L.) Moench 27, 28
 — *japonica* (Thunb.) Steud. 29
 — *rubra* Bong. 28
 — *viridis* (Chaix) DC. 31
Ambrosia artemisiifolia L. 62
Amygdalus bucharica Korsh. 41
 — *communis* L. 41
 — *fenzliana* (Fritsch) Lipsky 41
 — *spinosissima* Bunge 41
Andromeda polifolia L. 94, 100
Angelica archangelica L. 65
Apium nodiflorum (L.) Lag. 61
Arbutus unedo L. 100
Arctostaphylos alpina (L.) Spreng. 85
 — *uva-ursi* (L.) Spreng. 100, 101
Arctous alpina (L.) Niedenzu. 85, 86
Armeniaca mandshurica (Maxim.) Skvorts.
 46
Aspidium filix-mas. L. Sw. 23
Athyrium filix-femina (L.) Roth 20
Azalea pontica L. 92

Bellis perennis L. 67
Bergenia cordifolia (Haw.) Sternb. 54
Betula aurata Borkh. 35
 — *costata* Trautv. 32
 — *ermanii* Cham. 34, 36
 — *ermanii* Cham. var. *nipponica* Maxim.
 34
 — *fusca* Pall. ex Georgi 36
 — *humilis* Schrank 36
 — *intermedia* Thomas 35
 — *maximowicziana* Regel 34
 — *nana* L. 31, 32, 35—37
 — *oycoviensis* Bess. 32
 — *pendula* Roth 32, 34, 37
 — *pubescens* Ehrh. 34—36
 — *tortuosa* Ledeb. 31, 34, 37
Bidens cernua L. 64

Calamagrostis epigeios (L.) Roth 81
Camellia japonica L. 87, 91
 — *sasanqua* Thunb. 91
Carpinus betulus L. 37
 — *cordata* Blume 37
 — *orientalis* Mill. 37
Carum carvi L. 68
Cassandra calyculata D. Don 87, 99
Cassiope redwoskii (Cham. et Schlecht.)
 G. Don fil. 92
 — *tetragone* (L.) D. Don 88, 92
Celtis australis L. 39
 — *caucasica* Willd. 39
Cerasus avium (L.) Moench. 50
 — *maximoviczii* (Rupr.) Kom. 42, 50
 — *microcarpa* (C. A. Mey.) Boiss. 42
 — *tomentosa* (Thunb.) Wall. 42
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench 87,
 99
Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvortz. 53
Cicuta virosa L. 60
Coriandrum sativum L. 65
Corylus californica (DC.) Rose 38
 — *heterophylla* Fisch. ex Trautv. 38
 — *rostrata* Ait. var. *sieboldi* Maxim. 38
 — *sieboldi* Maxim. 38
Crataegus oxycantha L. 43
 — *sanguinea* Pall. 44

* Курсивом отмечены синонимы.

Crepis blattarioides Vill. 70
— *japonica* Benth 64
— *paludosa* (L.) Moench 62
Cystopteris fragilis (L.) Bernh. 20

Dactylis glomerata L. 81
Daucus 61
Dryopteris amurensis Christ 22
— *carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs 20, 22
— *filix-mas* (L.) Schott 20, 23
spinulosa (Mill.) O. Kuntze 20
Duschekia alnobetula (Ehrh.) Pouzar 31
— *viridis* (Chaix) Opiz 31

Empetrum nigrum L. 90
— *nigrum* L. var. *japonicum* (Siebold et Zucc. ex C. Koch) Tzvel. 90
— *sibiricum* var. *japonicum* (Siebold et Zucc. ex C. Koch) Tzvel. 90
Eriobotrya japonica Lindl. 42

Galinsoga parviflora Cav. 62

Heracleum lanatum Michx. 68
— *sibiricum* L. 68
— *sphondylium* L. 68

Juglans fallax Dode 106
— *mandshurica* Maxim. 106
— *regia* L. 106

Kitagawia baicalensis (Redow. ex Willd.) Koch 65

Lastraea thelypteris Sw. 23
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud. 94
— *palustre* L. 94
Leptorumohra amurensis (Christ.) Tzvel. 22
Leucanthemum vulgare Lam. 67

Matricaria inodora L. 65
Matteuccia struthioptetis (L.) Tod. 22
Menziesia ferruginea Smith 71

Nothofagus pumilio (Poeppig et Endler) Blume 15

Onoclea sensibilis L. 22
Oreogeuum montanum (L.) E. Golubk. 49
Osmunda japonica Thunb. 56
Ostrya carpinifolia Scop. 38
— *virginica* Willd. 38
Oxycoccus palustris Pers. 95, 98

Pachypleurum alpinum Ledeb. 65
Padus asiatica Kom. 47
— *avium* Mill. 47
— *maackii* (Rupr.) Kom. 47
— *ssiori* (Fr. Schmidt) Scheid. 47
Parageum montanum (L.) Nakai et Hara 49

Persica vulgaris Mill. 44
Phyllodoce empetriiformis (J. E. Sm.) D. Don 97
— *caerulea* (L.) Bab. 97
Polystichum acrostichoides (Michx.) Schott. 23
— *lonchitis* (L.) Roth 23
— *setiferum* (Forskall) Moore ex Woyнар 24

Populus alba L. 53, 54
— *balsamifera* L. 53
— *koreana* Rehd. 53
— *maximoviczii* A. Henry 53
— *nigra* L. 53
— *tremula* L. 52

Potentilla erecta (L.) Raeusch. 49
Prionotes myrsinites (Lam.) Skottsb. 81
Prunus alabamensis Mohr 43
— *americana* Marsh. 43, 46
— *armeniaca* L. var. *anzu* Maxim. 46
— *domestica* L. 48
— *insititia* L. 46
— *mume* Sieb. et Zucc. 46
— *spinosa* L. 48, 50
— *ussuriensis* Koval. et Kostina 48
— *virginiana* L. 43
Pyrus communis L. 41

Quercus ilex L. 40
— *mongolica* Fisch. ex Ledeb. 39
— *robur* L. 39, 105

Rhododendron aureum Georgi 88
— *caucasicum* Pall. 88
— *chrysanthemum* Pall. 86, 88
— *dauricum* L. 86
— *ferrugineum* L. 98
— *flavum* G. Don 89, 92
— *hirsutum* L. 98
— *luteum* Sweet 89, 92
— *mucronulatum* Turcz. 86, 89
— *occidentale* Gray 89
— *indicum* Sweet 93
Rhus copallina L. 27
— *coriaria* L. 27

Saxifraga aizoides L. 79

— *aizoon* L. 79

— *aspera* L. 79

— *oppositifolia* L. 77

— *rotundifolia* L. 79

Sium spp. 61

**Sorbus alnifolia (Siebold. et Zucc.) C. Koch
49**

— *torminalis* (L.) Crantz 49

Taraxacum officinale Wigg. 62, 66

Thea sinensis L. 102

Thelypteris palustris Schott 23

Tilingia ajanensis Regel et Til. 65

**Tripleurospermum perforatum (Mérat)
M. Lainz 65**

Tormentilla erecta L. 49

Ulmus alata Michx. 55

— *americana* L. 55

— *fulva* Michx. 55

— *glabra* Huds. 55

— *laevis* Pallas 55

— *minor* Mill. 55

Vaccinium caespitosum Michx. 85

— *macrocarpum* Ait. 95

— *minus* (Lodd.) Worosch. 91

— *myrtillus* L. 85, 86, 95

— *oreophilum* Rydb. 86

— *uliginosum* L. 91, 96, 102

— *vitis-idaea* L. 93, 94, 99, 101

Vitis vinifera L. 76



A



B

Таблица I.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Taphrina filicina* на *Dryopteris carthusiana* (LE 176159); *B* — *Taphrina hiratsukae* на *Matteuccia struthiopteris* (LE 176153).

A



B



Таблица II.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Taphrina caerulescens* на *Quercus robur* (LE 69850); *B* — *Taphrina amygdali* на *Amygdalus communis* (LE 69830).



A



B



C



D

Таблица III.

Внешний вид поражения (7/8 нат. вел.). *A* — *Taphrina bullata* на *Pyrus communis* (LE 69906); *B* — *Taphrina mume* на *Armeniaca mandshurica* (LE 176065); *C* — *Taphrina crataegi* на *Crataegus oxycantha*; *D* — *Taphrina populina* на *Poulus nigra* (LE 176320).

A



B



C



Таблица IV.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.). *A* — *Taphrina acerina* на *Acer platanoides* (LE 69840); *B* — *Taphrina polyspora* на *Acer tataricum* (LE 69780); *C* — *Taphrina purpurascens* на *Rhus coriaria* (LE 69790).



A



B

Таблица V.

Внешний вид поражения (5/6 нат. вел.): *A* — *Taphrina alni* на *Alnus incana* (LE 69980);
B — *Taphrina japonica* на *Alnus hirsuta* (LE 176145).



Таблица VI.

Внешний вид поражения (5/6 нат. вел.): *Taphrina epiphylla* на *Alnus glutinosa* (LE 69800).

A



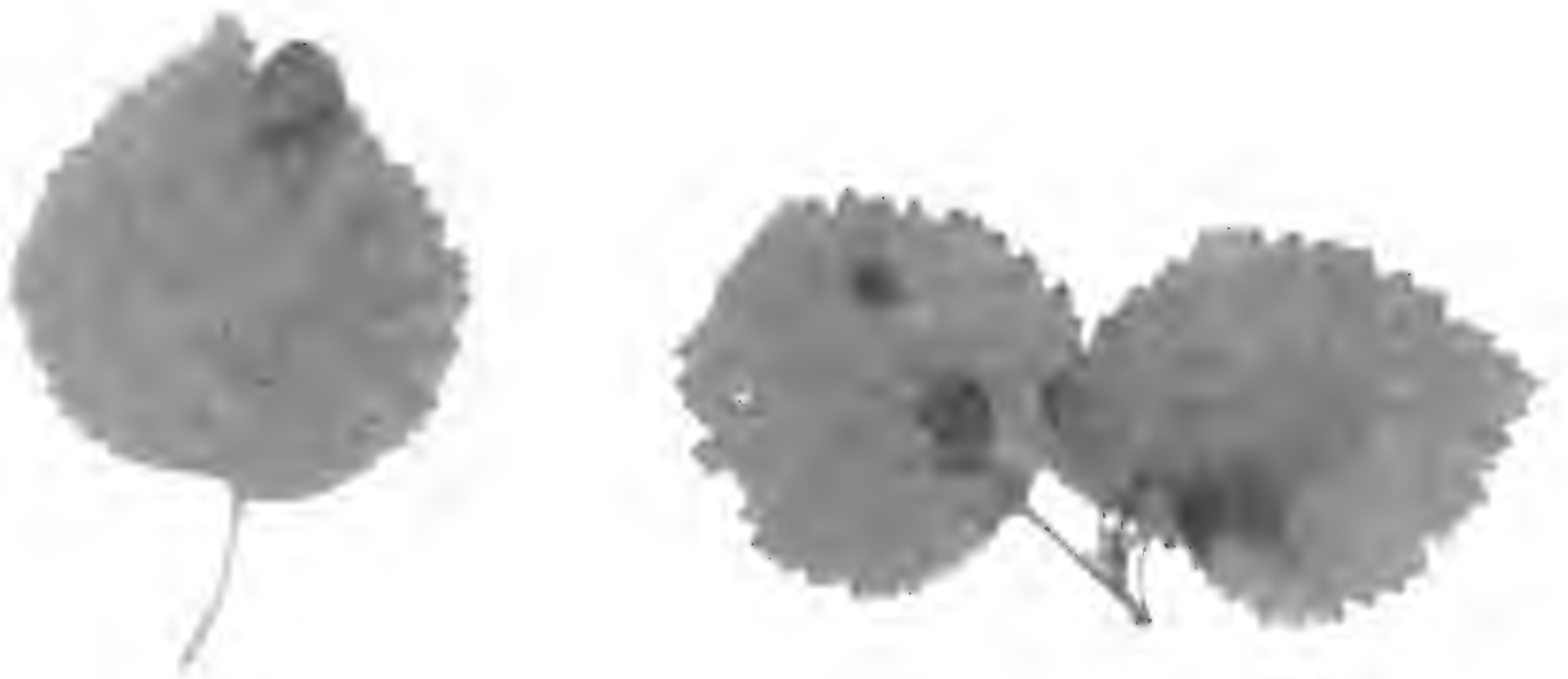
B



Таблица VII.

Внешний вид поражения (7/8 нат. вел.): *A* — *Taphrina sadebeckii* на *Alnus glutinosa* (LE 176118); *B* — *Taphrina tosquetii* на *Alnus glutinosa* (LE 162775).

A



B

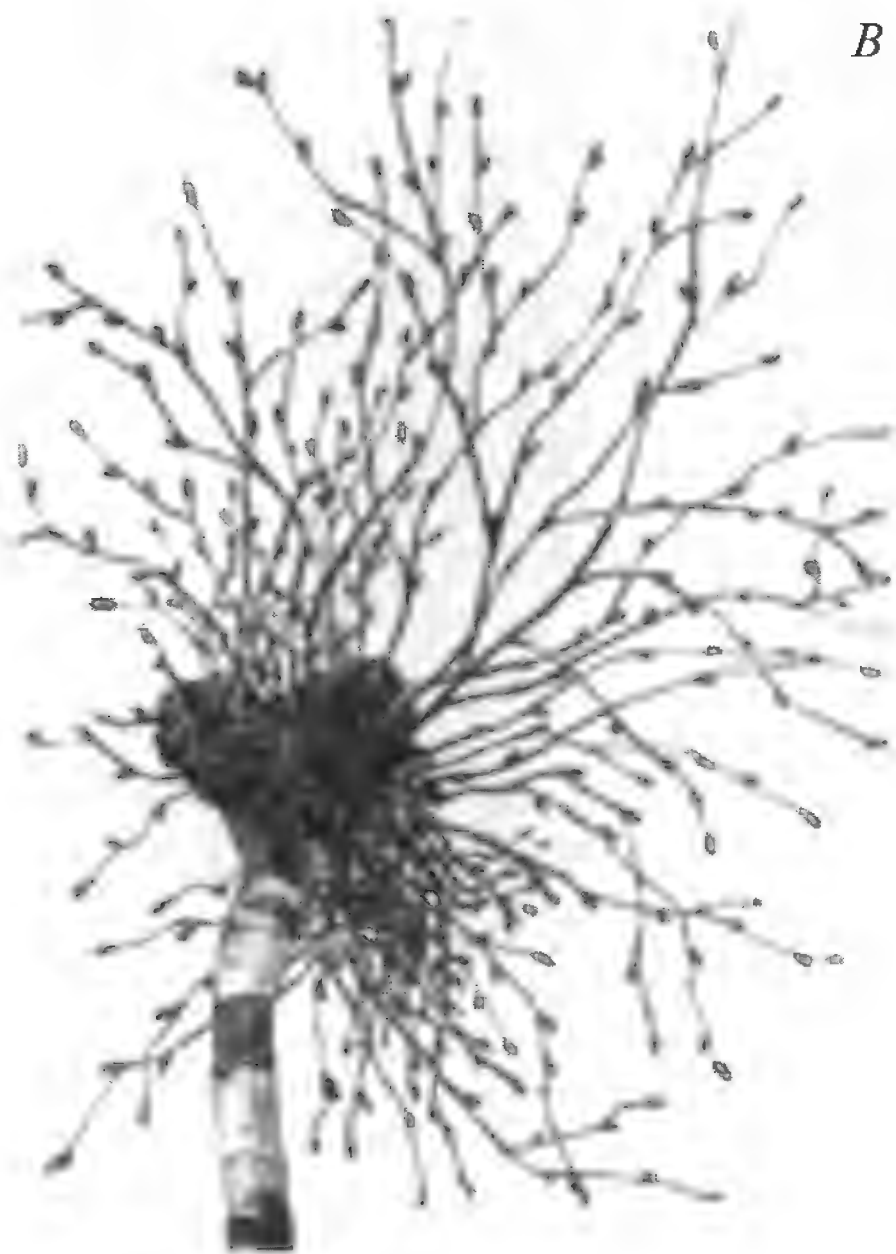


Таблица VIII.

Внешний вид поражения (нат. вел.): *A* — *Taphrina carnea* на *Betula pubescens* (LE 176223); *B* — *Taphrina insititiae* на *Prunus spinosa* (LE 69907).



A



B

Таблица IX.

Внешний вид поражения: *A* — *Taphrina betulae* на *Betula pubescens* (нат. вел.) (LE 176504); *B* — *Taphrina betulina* на *Betula pubescens* (9/10 нат. вел.).



Таблица X.

Внешний вид поражения (нат. вел.): *A* — *Taphrina carnea* на *Betula humilis* (LE 176203),
B — *Taphrina carnea* на *Betula nana* (LE 176918); *C* — *Taphrina carpini* на *Carpinus*
betulus (LE 176650).



Таблица XI.
Taphrina nana на *Betula nana*.



Таблица XII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Taphrina padi* на *Padus asiatica* (VLA 00003); *B* — *Taphrina pruni* на *Prunus domestica* (LE 68910); *C* — *Taphrina tormentillae* на *Potentilla erecta* (LE 69909); *D* — *Taphrina ulmi* на *Ulmus minor* (LE 176071).



A



B

Таблица XIII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A, B* — *Protomyces macrosporus* на *Aegopodium podagraria* (LE 180812).

A



B



Таблица XIV.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Protomyces macrosporus* на *Tilingia ajanense* (LE 108811); *B* — *Protomyces pachydermus* на *Taraxacum officinale* (LE 180928).



A



B

Таблица XV.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A, B* — *Arcticomycetes warmingii* на *Saxifraga oppositifolia* (LE 38034).



Таблица XVI.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium arescens* на *Vaccinium myrtillus* (LE 38007); *B* — *Exobasidium angustisporum* на *Arctous alpinus* (LE 69870).

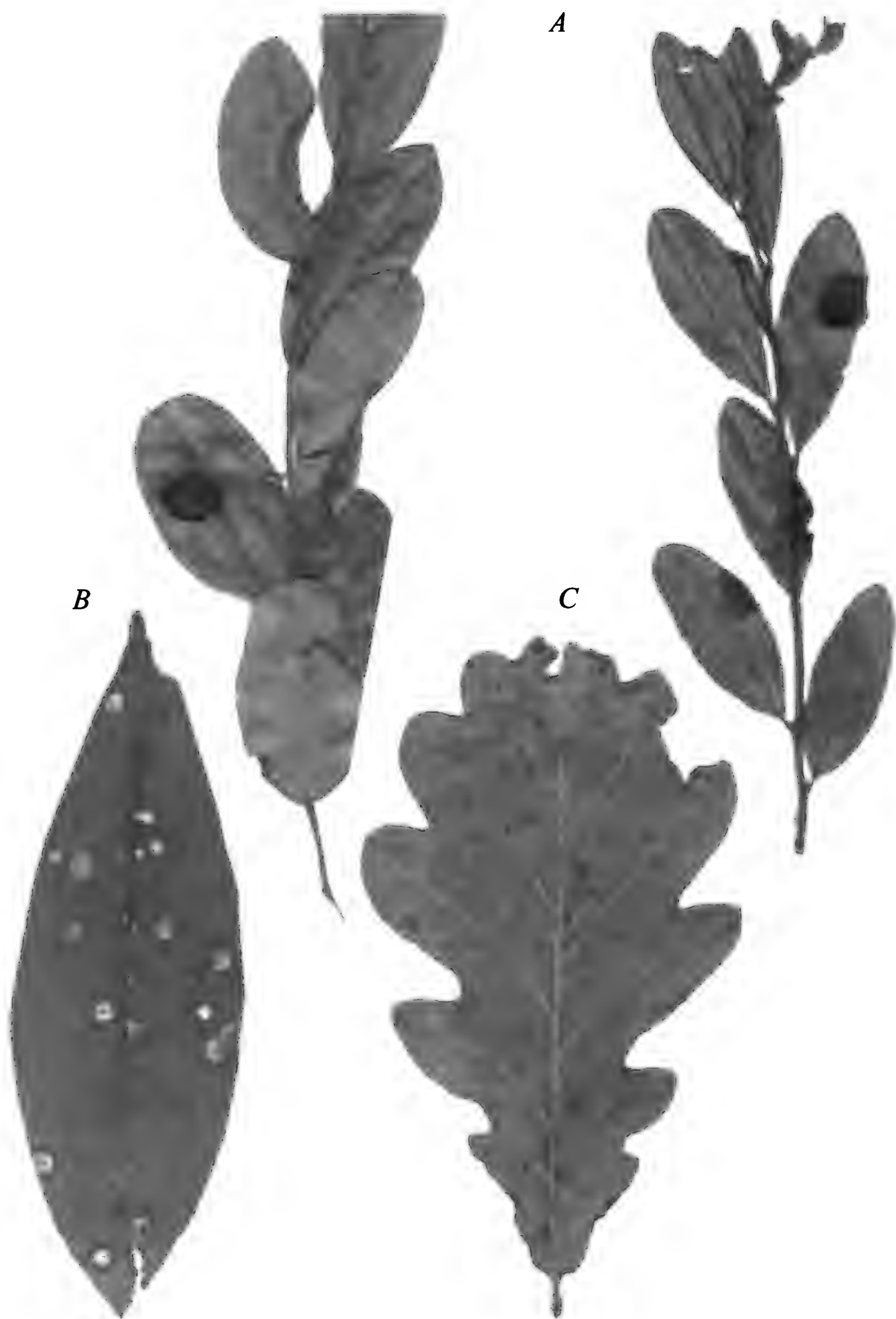


Таблица XVII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium cassandrae* на *Chamaedaphne calyculata* (LE 37854); *B* — *Exobasidium dubium* на *Rhododendron luteum* (LE 37617); *C* — *Microstroma album* на *Quercus ruber* (LE 38083).



Таблица XVIII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium hypogenum* на *Cassiope tetragona* (LE 37584); *B* — *Exobasidium gracilis* на *Camellia sasanqua* (LE 37578).



Таблица XIX.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium horvathianum* на *Rhododendron luteum* (LE 37590); *B* — *Exobasidium uvae-ursi* на *Arctostaphylos uva-ursi* (LE 37680).



Таблица XX.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium vaccinii* на *Vaccinium vitis-idaea* (LE 37986); *B* — *Exobasidium sydowianum* на *Arctostaphylos uva-ursi* (LE 37676); *C* — *Exobasidium cassiopes* на *Cassiope tetragona* (LE 37867).



Таблица XXI.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium rostrupii* на *Oxycoccus palustris* (LE 37867); *B* — *Exobasidium ledi* на *Ledum palustre* (LE 37608).



Таблица XXII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium myrtilli* на *Vaccinium myrtillus*;
B — *Exobasidium oxycocci* на *Oxycoccus palustris*.

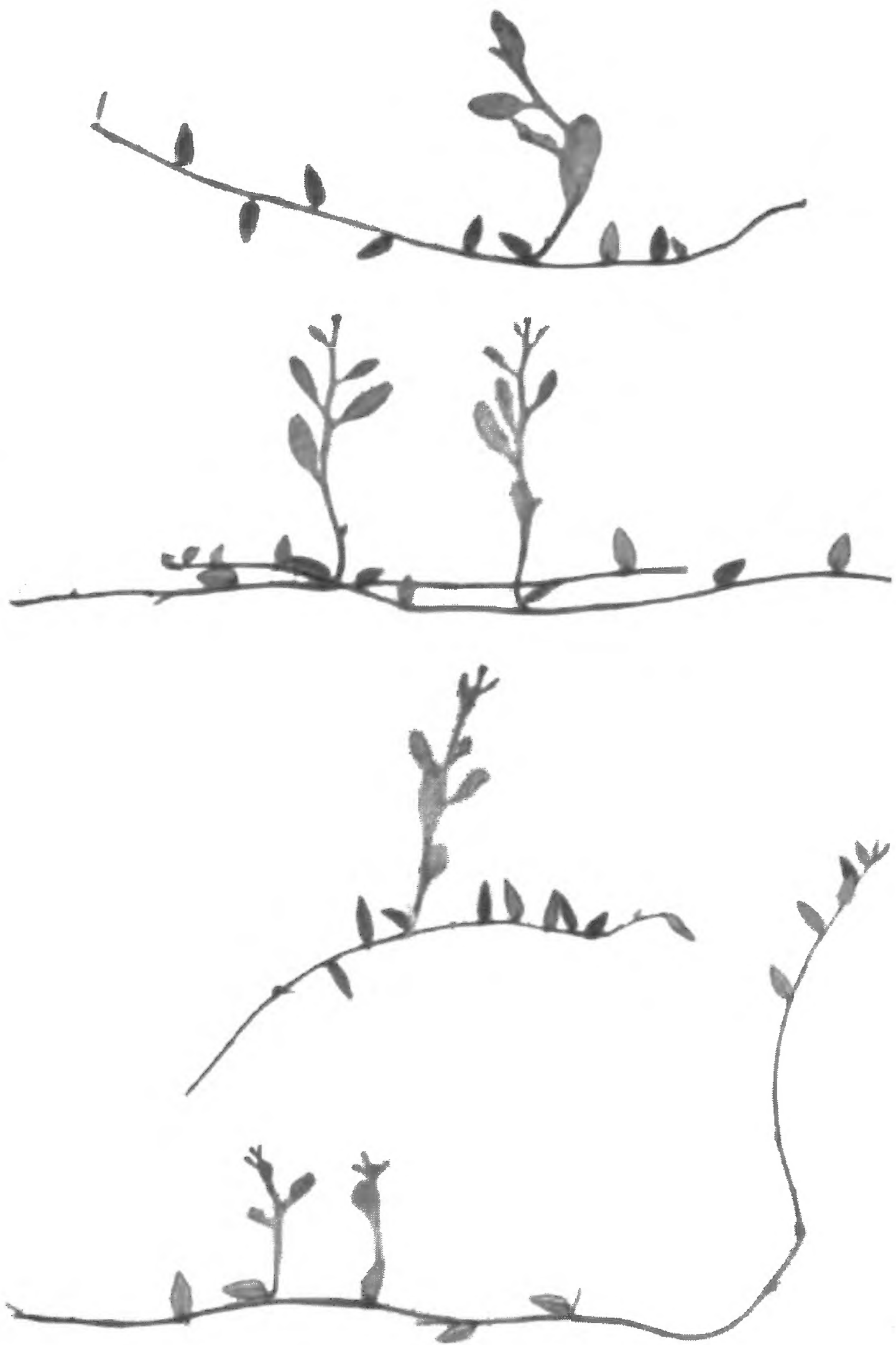


Таблица XXIII.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *Exobasidium oxycocci* на *Oxycoccus palustris* (LE 37662).



Таблица XXIV.

Внешний вид поражения (9/10 нат. вел.): *A* — *Exobasidium vaccinii* на *Vaccinium vitis-idaea* (LE 37995); *B* — *Exobasidium vaccinii-uliginosi* на *Vaccinium uliginosum* (LE 37998).

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Порядок <i>TAPHRINALES</i> Gäum. et Dodge — ТАФРИНОВЫЕ	9
Семейство <i>TAPHRINACEAE</i> Gäum.	16
Род <i>Taphrina</i> Fr.	16
Порядок <i>PROTOMYCETALES</i> Gäum. — ПРОТОМИЦИЕВЫЕ	55
Семейство <i>PROTOMYCETACEAE</i> Unger ex J. Schröt.	59
1. Род <i>Burenia</i> M. S. Reddy et C. L. Kramer	59
2. Род <i>Protomyces</i> Unger	61
3. Род <i>Protomycopsis</i> Magn.	66
4. Род <i>Taphridium</i> Lagerh. et Juel	67
5. Род <i>Volkartia</i> Maire	69
Порядок <i>EXOBASIDIALES</i> Lindau — ЭКЗОБАЗИДИЕВЫЕ	70
Семейство <i>EXOBASIDIACEAE</i> J. Schröt.	76
1. Род <i>Arcticomycetes</i> Savile	77
2. Род <i>Exobasidiellum</i> Donk	79
3. Род <i>Exobasidium</i> Woronin	81
4. Род <i>Kordyana</i> Racib.	103
5. Род <i>Muribasidiospora</i> Kamat et N. M. Rajendren	103
Порядок <i>MICROSTROMATALES</i> R. Bauer et Oberw. — МИКРОСТРОМА- ТИЕВЫЕ	104
Семейство <i>MICROSTROMATACEAE</i> Jülich	104
Род <i>Microstroma</i> Niessl	105
Литература	107
Сокращенные географические названия, принятые при указании распростра-	
нения видов	122
Список фамилий авторов и их сокращений, приведенных при таксонах грибов .	123
Словарь терминов	125
Указатель латинских названий грибов	127
Указатель латинских названий растений-хозяев	132

Научное издание

Игорь Васильевич К а р а т ы г и н
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬ ГРИБОВ РОССИИ
ПОРЯДКИ
Тафриновые, Протомициевые, Экзобазидневые,
Микростроматневые

Утверждено к печати
Российской академией наук,
Научным советом по проблемам ботаники,
Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова

Редактор издательства *О. В. Иванова*
Художник *Ю. П. Амбросов*
Технический редактор *Н. К. Румянцева*
Корректоры *З. Ю. Иванова и Ф. Я. Петрова*
Компьютерная верстка *Е. С. Егоровой*

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Сдано в набор 18.07.02
Подписано к печати 27.09.02. Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная.
Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л. 10.0. Уч.-изд. л. 11.7.
Тираж 715. Тип. зак. № 3530. С 184

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1
main@nauka.nw.ru

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

ISBN 5-02-026184-X

